

FESTSCHRIFT

ZUM

MEBZIGSTEN GEBURTSTAGE

VON

GEORGE KARSTEN

REDIGIERT VON

OTTO RENNER UND WILHELM TROLL
JENA HALLE A. S.

MIT 95 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 12 TAFELN

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1933

George Karsten und Wilhelm Benecke

Lehrbuch der Pharmakognosie

Vierte, vollständig umgearbeitete und vervollständigte Auflage
von G. Karstens Lehrbuch der Pharmakognosie

Mit 547 zum Teil farbigen Abbildungen im Text

VIII, 426 S. gr. 8° 1928

Rmk 18.—, geb. 20.—

abzügl. 10^o/₁₀ lt. 4. Notverordnung

Inhalt: Historische Übersicht der Drogenkunde. / I. Thallophyten. / II. Pteridophyten. / III. Samenpflanzen: Rhizome und Wurzeln. Knollen. Hölzer und Rinden. Blattdrogen. Kräuterdrogen (Herbae). Blüten. Früchte und Samen. Haare und Drüsenhaare. Gallen. Mehl und Stärke. Zucker und Dextrin. Manna, Gummi, Traganth. Milchsäfte. Extrakte. Kampfer und Chrysarobin. Harze (Benzharze, Gummiharze, Resenharze, Resinolsäureharze, Farbhharze). / Anhang: 1. Überblick über die wichtigeren Drogen aus dem Tierreich. 2. Tabelle zum Bestimmen der Pulver von Drogen aus dem Pflanzenreich. 3. Übersicht über die Stammpflanzen der Drogen. 4. Einteilung der Drogen auf Grund ihrer chemischen Bestandteile und ihrer Anwendung. — Register.

Zeitschr. f. Botanik. Bd. 20 (1928), Heft 10/11: . . . Ich sehe Karstens Lehrbuch gerne in den Händen meiner Studierenden. Zörnig.

Österreichische botan. Zeitschr. Bd. 77 (1928), S. 311: . . . Das Buch hat sich schon längst als gute und kurzgefaßte Einführung in die Drogenkunde bewährt, die alles Wichtige über Abstammung, Beschaffenheit, Morphologie, Anatomie und Chemie der Drogen bringt. Die 4. Auflage ist in Anlehnung an die 6., im Jahre 1926 erschienene Ausgabe des Deutschen Arzneibuches gearbeitet und zeigt überall Verbesserungen und Ergänzungen. Ganz hervorragend ist die illustrative Ausstattung, sehr schön sind die farbigen anatomischen Übersichtsbilder; die Darstellung der verholzten Gewebepartien in Rot (anknüpfend an die Phlorogluzinreaktion), der anderen in Blau macht die Bilder sehr klar. R. Wettstein (Wien).

Apotheker-Zeitung. 1929, Nr. 65: . . . Das Buch verdankt nicht zum wenigsten seinen guten instruktiven Abbildungen seine große Beliebtheit bei den Benutzern. . . . Es ist wegen seiner Klarheit und Übersichtlichkeit sehr geeignet für den Praktikanten-Unterricht und wird von dem mikroskopierenden Hochschüler besonders gern benutzt wegen seiner ausgezeichneten Tabelle zum Bestimmen der Drogenpulver.

Pharmazeut. Zeitung. 1921, Nr. 16: . . . Das Werk ist schon längst zu einem unentbehrlichen Handbuch geworden, so daß es Eulen nach Athen tragen hieße, darüber noch ein Wort des Lobes zu verlieren. Es ist für diesen Teil der Wissenschaft eben das grundlegende Werk. Dr. R. M.

Deutsche med. Wochenschrift. 1928, Nr. 18: Die neue Auflage des Karstenschen Lehrbuches der Pharmakognosie hat alle Vorzüge der alten Auflagen: klare Darstellung und vorzügliches Bildmaterial. In der neuen Auflage fanden die Neuerungen des neuen Deutschen Arzneibuches Berücksichtigung, viele Abbildungen wurden neu gefertigt, und auch die nicht pflanzliche Pharmakognosie findet kurze Berücksichtigung. Das Buch dürfte das beste zur Zeit vorhandene Lehrbuch der Pharmakognosie sein; es kann allen Interessenten auf das wärmste empfohlen werden. Prof. P. Trendelenburg (Berlin).

Verlag von Gustav Fischer in Jena

FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON
DR. O. RENNER
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

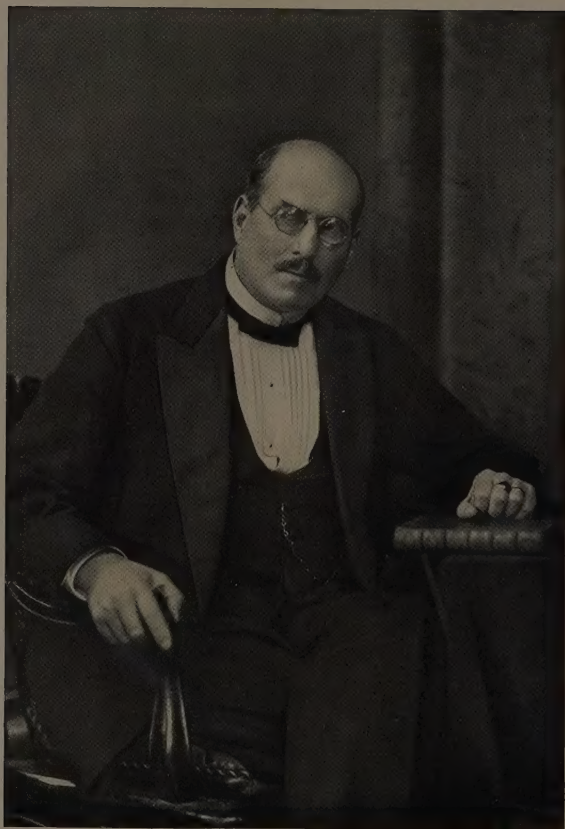
NEUE FOLGE. 28. BAND
DER GANZEN REIHE 128. BAND

KARSTEN-FESTSCHRIFT

MIT 95 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 12 TAFELN



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1933



Prof. Dr. G. Karsten

412

FESTSCHRIFT

ZUM

SIEBZIGSTEN GEBURTSTAGE

VON

GEORGE KARSTEN

REDIGIERT VON

OTTO RENNER UND WILHELM TROH

JENA

HALLE A. S.

Nachlaß von Prof. N. Malta

MIT 95 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 12 TAFELN

581



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1933

Alle Rechte vorbehalten

Printed in Germany

Druck von Ant. Kämpfe in Jena

GEORGE KARSTEN

zu seinem 70. Geburtstage
als Zeichen der Verehrung gewidmet
von Freunden, Fachgenossen und Schülern
sowie von dem Verlage der Flora

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
BENECKE, WILHELM, Die Vegetation der Sandplate „Lütje Hörn“ bei Borkum im September 1932. Mit 2 Abbildungen im Text	1—13
DARBISHIRE, O.V., Beobachtungen an der Flechte <i>Solorina crocea</i> (L.) Ach. Mit Tafel I	14—27
DIELS, L., Über ungewöhnliche Abwandlungen des <i>Ficus</i> -Rezeptakulums. Mit 1 Abbildung im Text und Tafel II	28—33
HARDER, RICHARD, FILZER, P. und LORENZ, A., Notizen über Evaporation und Transpiration in der algerischen Wüste bei Beni Unif. Mit 2 Abbildungen im Text	34—49
MÄGDEFRAU, K., Über die Ca- und Mg-Ablagerung bei den Corallinaceen des Golfes von Neapel	50—57
MOTHES, KURT, Sauerstoffpotential und Eiweißumsatz im Laubblatt. Mit 8 Abbildungen im Text	58—98
NUERNBERGK, ERICH, Über den Auxin-Quertransport und den Geotropismus der <i>Avena</i> -Koleoptile: Einfluß der Dekapitation.	99—110
PRINGSHEIM, E. G. und SCHWARZ, W., Das Auftreten weißbunter (panaschierter) Pflanzen in der Natur. Mit Tafel III	111—122
RENNER, O., Zur Kenntnis der gigas- und hemigigas-Typen bei <i>Oenothera</i> . Mit Tafel IV und V	123—144
ROEMER, TH., Immunitätszüchtung. Mit 9 Abbildungen im Text	145—196
SCHMALFUSS, KARL, Einige Beobachtungen über Salzwirkungen in Wasserkulturen. Mit 5 Abbildungen im Text	197—210
SCHMID, GÜNTHER, Die Verpilzung aërophiler Algen. Zum Flechtenproblem. Mit 9 Abbildungen im Text	211—234
SCHMIDT, PAUL, Neue Ergebnisse zur Biologie und Karyologie der <i>Biddulphia sinensis</i> Greville. Mit Tafel VI und VII	235—268
SIERP, H., Untersuchungen über die Öffnungsbewegung der Stomata in verschiedenen Spektralbezirken. Mit 9 Abbildungen im Text	269—285
TOBLER, F., Beiträge zur Ökologie und Biologie brasilianischer Podostemonaceen. Mit 15 Abbildungen im Text und Tafel VIII	286—300

	Seite
TROLL, WILHELM, Botanische Mitteilungen aus den Tropen (VIII—XII).	
VIII. Über <i>Acrostichum aureum</i> L., <i>Acrostichum speciosum</i> Willd. und neotene Formen des letzteren. Mit 13 Abbildungen im Text und Tafel IX—XI	301—328
IX. <i>Dryopteris sumatrana</i> v. A. v. R., ein neuer Schleimfarn aus dem ostindischen Archipel. Mit 6 Abbildungen im Text . .	329—337
X. Eine neue <i>Schizaea</i> -Art der <i>Digitata</i> -Gruppe. Mit 6 Abbildungen im Text	338—343
XI. Fertilität auf dem Jugendstadium bei <i>Gleichenia vulcanica</i> Bl. Mit 4 Abbildungen im Text	344—347
XII. <i>Camptostemon Schultzii</i> Mast. und <i>Camptostemon philippinense</i> (Vid.) Becc. als neue Vertreter der austral-asiatischen Mongrove-vegetation. Mit 6 Abbildungen im Text und Tafel XII . . .	348—360
Verzeichnis der botanischen Veröffentlichungen von Prof. Dr. GEORGE KARSTEN	361—363

Die Vegetation der Sandplate „Lütje Hörn“ bei Borkum im September 1932¹⁾.

Von

Wilhelm Benecke.

Mit 2 Abbildungen im Text.

In seinen Erläuterungen zur geologischen Karte von Preußen und den angrenzenden Ländern, Lieferg. 259, Blatt Borkum usw., 1925, S. 28, schreibt K. Keilhack über den Lütje Hörn folgendes:

„Am Südufer des untermeerischen Tales der Osterems liegt eine 2000 m lange, 400 m breite, kleine Sandplate, der Lütje Hörn, auf deren Mitte periodisch etwas Dünenbildung sich findet. Da hier keine Wachstumsmöglichkeit nach Osten gegeben ist, hat das Inselchen keine Aussicht auf Vergrößerung, sondern stellt wohl als Ganzes nur eine vorübergehende Erscheinung dar.“

Genauere Angaben, wann die genannte Sandplate zuerst soweit über dem Meeresspiegel aufgetaucht ist, daß gewöhnliche Fluten ihre höchsten Teile nicht mehr unter Wasser setzten, vermag ich nicht zu machen. Doch war Herr Konrektor A. Scharphuis-Borkum so freundlich, mir die folgenden Daten zu übermitteln: „Auf der von dem Holländischen Marinedepartement 1833 von S. J. Keuchenius aufgenommenen „Hydrographischen Kaart der Monden van de Eems“, die sehr genau ist, ist die Sandplate noch nicht vorhanden. Wohl aber auf der von derselben Behörde 1859 herausgegebenen, von dem Leutnant zur See A. R. Blommendal gezeichneten Karte desselben Gebietes.“

Um uns über die Lage des Lütje Hörn zu unterrichten, werfen wir einen Blick auf die Skizze Nr. 1. Auch sie ist mir von Herrn Scharphuis freundlichst zur Verfügung gestellt worden; es liegt ihr eine vom Reichsmarineamt herausgegebene sog. Admiralitätskarte aus den neunziger Jahren des vorigen Jahrhunderts zugrunde. Wie er-

1) Der Inhalt der vorliegenden Mitteilung wurde in einem nicht gedruckten Vortrag in der Medizinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft in Münster i. W. am 21. 11. 1932 bekannt gegeben.

sichtlich liegt auf dieser Skizze der westlichste Punkt vom Lütje Hörn etwa 2 km entfernt von der Ostspitze des Hogen Hörns auf Borkum. Die Entfernung des nördlichsten Punktes vom Lütje Hörn von der Südspitze des Memmertsandes beläuft sich auf etwa 3 km.

Nach allen Angaben, die in der Literatur vorliegen und nach mündlichen Auskünften, die ich erhalten habe, verändert die Plate dauernd ihre Gestalt und Größe. Nach einer Karte von 1896, berichtet 1911, erstreckte sie sich von $60^{\circ}, 50', 42''$ östl. Länge bis zu $60^{\circ}, 52', 18''$ östl. Länge und von $53^{\circ}, 35', 30''$ nördl. Breite bis zu $53^{\circ}, 36', 9''$ nördl. Breite. Im Jahre 1927 aber von $60^{\circ}, 50', 46''$

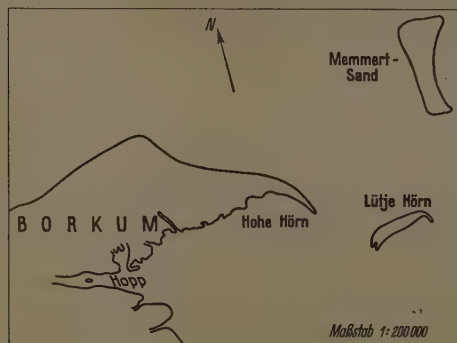


Fig. 1.

östl. Länge bis zu $60^{\circ}, 52', 12''$ östl. Länge und von $53^{\circ}, 35', 45''$ nördl. Breite bis zu $53^{\circ}, 36' 14''$ nördl. Breite.

Ihre Länge wird 1896 auf 2000 m, ihre Breite auf 400 m angegeben. 1927 betrug die Länge nur noch 1700 m, die Breite nur noch 300 m.

Um eine Anschauung von der jetzigen Gestalt der Insel zu geben, wur-

den eine Anzahl von Fliegeraufnahmen (Maßstab: ungefähr 1:5000), die uns von dem Reichsamt für Landesaufnahme geliefert worden waren, zusammengesetzt und danach die Karte Nr. 2 von Herrn Dr. A. Arnold gezeichnet. Die Aufnahmen sind am 10. Juli 1932, zufällig genau 2 Monate vor unserm eigenen Besuch auf Lütje Hörn gemacht. Danach umfaßte die Sandplate damals ca. 0,465 qkm. Die Veränderung der Form seit den neunziger Jahren des vorigen Jahrhunderts ergibt sich aus einem Vergleich der beiden Karten 1 und 2. Die Länge der Insel stellt sich für 1932, bei Mittelhochwasser gemessen, auf ca. 1750 m, die Breite, ebenfalls bei Mittelhochwasser gemessen, in nordsüdlicher Richtung an der breitesten Stelle auf ca. 450 m. Vergleichen wir diese Zahlen mit den für 1896 angegebenen, so hätte die Plate seitdem ihre Länge ungefähr beibehalten, ihre Breite in nörd-südlicher Richtung aber hätte sich vergrößert.

Über die Vegetation des Lütje Hörn, über seine „Begrünung“ liegen nur wenige Angaben vor. Außer den von dem Naturschutz-

kommissar für Ostfriesland, O. Leege, Juist-Bill veröffentlichten Mitteilungen ist mir nichts darüber bekannt geworden. Leege schreibt in seiner Arbeit¹⁾ über die Entwicklung des Memmertsandes (1912, S. 292): „Der Lütje Hörn, ein 3½ km südlich vom Memmert gelegener Sand, war bei meinem Besuche 1903 an seinen höchsten Stellen mit *Agriopyrum* bewachsen, bis höhere Fluten den ganzen Bestand fort-rissen, der sich aber nach und nach wieder durch angeschwemmtes Wurzelgewirr ersetzte, neuerdings jedoch bei stetigem Kleinerwerden der Bank endgültig verschwunden ist“. Und in derselben Arbeit heißt es auf S. 284: „An der ostfriesischen Küste entstanden innerhalb des Inselgürtels am rechten Ufer der Osteremsmündung der Memmert, am linken der Lütje Hörn. Letzterer, früher mit etwas *Triticum* bewachsen, nimmt langsam ab und dürfte wohl mit der Zeit wieder unter dem Wasserspiegel verschwinden. Auf meine briefliche Anfrage erfuhr ich von Herrn Leege, der mir freundlicher Weise auch erlaubte, seine Mitteilungen zu verwerten, noch folgendes: Die Plate ist Herrn Leege seit etwa 40 Jahren bekannt, da er sie in größeren und kleineren Zwischenräumen besucht hat. Sie war früher größer und höher und verändert ihre Gestalt dauernd. Folgende Pflanzen wurden im Laufe der Zeiten von Herrn Leege dort beobachtet:

Agriopyrum junceum, in dichten Horsten. Häufigste Art.

Elymus arenarius, *Ammophila arenaria*, in wenigen Horsten.

Cakile maritima, einzelne kräftige Stöcke.

Salsola Kali, einzelne sehr kräftige Pflanzen.

Agrostis alba, var. *maritima*, in kleinen Rasen, nicht immer. —

Ferner fanden sich nach ruhigen Wintern vorübergehend in wenigen Exemplaren: *Matricaria inodora*, var. *maritima*.

Alsine peploides. *Atriplex litorale* und *Cerastium tetrandrum* im Teekgürtel.

Auch teilte mir Herr Leege mit, daß er wiederholt Versuche gemacht habe, durch Anpflanzungen von *Agriopyrum junceum*, *Elymus arenarius* und *Ammophila arenaria* die Dünenbildung zu befördern, doch seien die Anpflanzungen immer wieder durch Sturmfluten vernichtet worden.

Es schien mir nun nicht ohne Interesse zu sein, den Pflanzenbestand auf dem Lütje Hörn abermals zu untersuchen, und zwar mit dem

1) Der Memmert. Eine entstehende Insel und ihre Besiedelung durch Pflanzenwuchs. (Mit 1 Karte u. 14 Abb.) Abh. herausg. v. Naturwiss. Verein zu Bremen. 1913, Bd. 21, S. 283 und 329 und: Weitere Nachträge zur Flora der ostfriesischen Inseln. I. c. S. 412—425.

besonderen Ziele, den Seesalzgehalt des Grundwassers an den Standorten der verschiedenen, auf einer solchen verhältnismäßig jungen Sandplate gedeihenden Pflanzen zu ermitteln und ihn zu vergleichen mit den für ältere ostfriesische Inseln vorliegenden Angaben¹⁾.

Am 10. IX. 1932 fuhren wir, Herr Dr. A. Arnold, Herr Dr. M. Roberg, Herr Konrektor Scharphuis und der Verfasser dieser Zeilen früh, zur Zeit der beginnenden Ebbe vom Hopp auf Borkum mit einem Segelboot ab, um nach etwa 2 Stunden an der Westseite des Lütje Hörn zu landen. Das erste, was uns bei der Annäherung an die Insel schon vom Boote aus auffiel, war, abgesehen von kleinen bewachsenen Dünen, die Erscheinung, daß der ganze Strand grün



Fig. 2.

leuchtete, was man aus einiger Entfernung als die Folge von massenhaft ausgeworfener *Enteromorpha* hätte deuten können. In Wirklichkeit handelte es sich um ungeheure Mengen von abgestorbener und absterbender *Lemna*, die jedenfalls aus der Emsmündung, d. h. vom Festlande stammend, hier ausgeworfen war, um allmählich zugrunde zu gehen²⁾.

Etwas südlich von der Stelle, wo auf Karte 2 der Buchstabe A verzeichnet ist, wateten wir an Land. Als bald zeigte sich, daß die

1) Vgl. Benecke, W. und Arnold, A., Zur Biologie der Strand- und Dünenflora, II. Ber. d. deutsch. bot. Ges., 1931, Bd. 49, S. 363. (Norderney). — Über den Salzgehalt der Standorte von Strandpflanzen auf Borkum soll in einiger Zeit an anderer Stelle von uns berichtet werden. —

2) Über den „Teek“ vgl. die anschauliche Schilderung bei Leege, l. c. S. 291. Neben vielen andern Pflanzen, die aus den Marschen des Festlandes stammen und an der SW-Ecke des Memmert ausgeworfen werden, nennt Leege auch *Lemna*. — Als Bestandteil der Vegetation ist *Lemna minor* auf dem Memmert

Vegetation der kleinen Insel so arm und so übersichtlich war, daß es uns nicht schwer fiel im Laufe einiger Stunden Horst für Horst festzustellen¹⁾. Die ersten Pflanzen, die uns in die Augen fielen, waren die drei bekannten Strand- und Dünengräser: *Agriopyrum junceum*, *Elymus arenarius* und *Ammophila arenaria*. Im einzelnen ergab sich folgendes: 2 m landeinwärts von der damaligen mittleren Hochwasserlinie fand sich eine zweite höhere Linie, weitere 7 m landeinwärts eine dritte. Erst bei dieser dritten fanden sich die vordersten Pflanzen, und zwar kleine *Agriopyrum*-Dünchen (bei A). Einige weitere Meter landeinwärts sah man die am höchsten gelegene Hochwasserlinie; an dieser standen auch Horste von *Elymus* (B). Erst weitere 50 m landeinwärts fanden sich neben *Agriopyrum* auch vereinzelte *Ammophila*-pflanzen, (C) (keine *Ammophila*-Dünen). Wir finden hier also dieselbe Zonierung der Strandgräser, wie sie uns von den andern ostfriesischen Inseln her geläufig ist, und wie sie für *Agriopyrum* und *Ammophila* z. B. schon Nöldeke (1873) beschreibt²⁾.

Wandern wir noch knappe 100 m weiter landwärts, so stoßen wir auf ein System niedriger *Agriopyrum*-Dünen, von der üblichen Gestalt, wie sie z. B. bei Warming und bei Reinke eingehend beschrieben und häufig abgebildet werden. Sie erheben sich etwa $\frac{1}{4}$ m hoch über die Strandfläche, die Dünenschwänze sind, der Hauptwindrichtung entsprechend, gen Osten gerichtet. Die Pflanzen stehen ziemlich dicht. Die Sandplate selbst ist überall flach, reichlich mit Muscheln übersät. Schwefeleisen fehlt hier im Untergrund. — Wir fragen nun nach dem Salzgehalt des Grundwassers und des Wassers in einigen Sandproben an den Standorten der genannten Gräser: Bei den *Agriopyrum*-Pionieren stand das Grundwasser bei 48 cm Tiefe und enthielt 2,7 % Seesalz. Bei den *Elymus*-Horsten war es in einer Tiefe von ca. 56 cm anzutreffen und hatte 1,7 % Seesalz. — Bei den *Ammophila*-Pflanzen endlich stand es 58 cm tief und enthielt 1,3 % Seesalz. Graben wir dann bei den eben genannten *Agriopyrum*-Dünen, etwa bei der auf der Karte mit D bezeichneten Stelle, so finden wir das Wasser bei einer Tiefe von

zuerst 1912 aufgetreten. (Leege, l. c. S. 416.) Über das Auftreten von *Lemna gibba* und *minor* auf der Hallig Hooge vgl. Leege, O., Zur Flora und Fauna einiger Halligen. 95. Jahresber. Natf. Ges. Emden, 1910, S. 30, 38.

1) Es ist nicht ohne Interesse, daß auf den Fliegeraufnahmen die größeren Pflanzenhorste als dunklere Punkte erkennbar sind.

2) C. Nöldeke, Flora der ostfriesischen Inseln mit Einschluß von Wangerog. Abh., herausg. v. Naturw. Verein zu Bremen, 1873 (erschien März 1872) Bd. 3, S. 93. („*Psamma arenaria* findet sich am oberen Rand des Strandes. *Triticum junceum* dringt weit auf den Strand hinaus“, S. 184 u. 189).

53 cm stehen und es führt 1,2 % Seesalz. — Bei den *Elymus*- und *Ammophila*-Pflanzen wurden auch Sandproben über dem Grundwasserspiegel entnommen. Bei den *Elymus*-Pflanzen aus einer Tiefe von 32 cm; sie enthielt 11,25 % Wasser und dieses enthielt 1,5 % Seesalz. Eine Sandprobe, die aus nächster Nähe der *Ammophila*-Pflanzen aus einer Tiefe von 25 cm entnommen war, hatte 12 % Wasser und dieses enthielt 1,5 % Seesalz. — Es unterliegt keinem Zweifel, daß der Wasser- bzw. der prozentuale Salzgehalt solcher ziemlich dicht unter der Oberfläche entnommener Proben ganz von den klimatischen Bedingungen vor und zur Zeit der Probeentnahme abhängt.

Wir wandern nun von D in fast genau nördlicher Richtung auf E zu. Hier fanden wir ziemlich große Büsche von *Agriopyrum*, die mindestens 1 qm bedeckten. Aber ganz anders, als die eben bei D gefundenen *Agriopyrum*-Dünen machten die bei E angetroffenen Büsche ganz den Eindruck, als ob sie nicht aus Keimlingen oder kleinen Rhizomstücken entstanden, sondern als ob die Büsche als Ganzes, etwa von Borkum, angeschwemmt, dann versandet und endlich festgewachsen seien. Wir verweisen in diesem Zusammenhang auf die folgenden Ausführungen Leeges (l. c. S. 292): „Die Widerstandsfähigkeit von *Agriopyrum* ist allbekannt, doch sind hier weniger die Samen als die Rhizome die Verbreiter, die von Stürmen losgerissen tagelang umhertreiben können, bis sie auf einem Sande stranden, vom Flugsand eingehüllt werden und üppig weiter wuchern.“ Freilich weiß ich nicht, ob jene bei E gefundenen *Agriopyrum*-Büschel durch Meeresströmungen dorthin gelangt sind, oder ob Menschenhand sie dorthin gebracht hat, wo sie jetzt wuchern. Wie dem auch sei, das Grundwasser stand bei E in einer Tiefe von 50 cm und führte 2,2 % Seesalz.

Vom Punkte E, sowie von andern Stellen des Nordstrandes aus ist gut zu sehen, daß der Pflanzenwuchs auf Lütje Hörn sich fast ganz auf die westliche Hälfte des Eilandes beschränkt. — Wir wandern nun, ohne Pflanzenwuchs anzutreffen, von E über den nördlichsten Punkt der Insel F, nach G. Bei G, wo ebenfalls keine Pflanzen standen, fand sich das Grundwasser bei 55 cm Tiefe und führte 3 % Seesalz. Südöstlich von G fand sich nur eine einzige Pflanze, etwa an der Stelle, wo auf der Karte ein H steht, nämlich ein Exemplar der, wie Tannen¹⁾ sie nennt, „letzten Pflanze, die Ostfriesland an der Nordsee hat“, *Cakile maritima*. Der ganze östliche Südzipfel der Insel ist pflanzenleer, der Boden fast nur aus Muscheln bestehend.

1) Abh. her. v. d. naturwiss. Verein zu Bremen, 1913, Bd. 21, S. 462.

Wir gehen von G in ziemlich genau westlicher Richtung bis nach J, ohne Pflanzen anzutreffen. Der Sand zwischen J und G ist feinkörniger, die Oberfläche feuchter als an andern Stellen, was auf unserer Karte durch Schraffierung angedeutet ist. Auch auf den Fliegeraufnahmen erscheint diese Gegend dunkler als andere Stellen der Inseloberfläche. Bei J graben wir wieder nach Grundwasser, finden es bei 50 cm und in ihm 3 % Seesalz. Pflanzen finden sich auch bei J nicht. Wir werfen jetzt unsere Richtung etwas nach Süden (derart, daß wir genau in der Richtung auf die Borkumer Reede gehen) und finden nunmehr bei K einige *Agriopyrum*-Pflanzen; dies sind abgesehen von jener eben genannten *Cakile*, die östlichsten Pflanzen der Insel. Das Grundwasser steht hier bei 50 cm und führt 2,2 % Seesalz. Wir gehen nun genau nach Süden, bis zum Punkt L, wo sich wieder ein *Agriopyrum*-Busch befindet. Das Grundwasser steht bei 56 cm Tiefe und enthält 2,1 % Seesalz. Hier entnehmen wir auch eine Sandprobe aus 20 cm Tiefe, sie enthält viel Schwefeleisen. Ihr Wassergehalt beläuft sich auf 17 %, ist also höher als in den im Westen der Insel entnommenen Proben, und in diesem Wasser fanden sich ca. 2 % Seesalz. — Der ganze Südrand östlich von L ist, wie der südöstliche Zipfel der Sandplate, gänzlich pflanzenleer.

Wir wandern weiter nach Punkt M, der schon eben außerhalb der Mittelhochwasserlinie liegt. Das Grundwasser fand sich hier bei einer Tiefe von 40 cm und führte 4,4 % Seesalz, also mehr als die See selbst. (Ich werde auf die Frage nach dem Vorkommen von Konzentrationen, die höher sind, als die des Seewassers in einer späteren Mitteilung zurückkommen, wenn ich über solche Vorkommnisse, die sich besonders auffallend auf dem Borkumer Südstrande nachweisen lassen, berichten werde.) — Der Boden war hier außerhalb der mittleren Hochwasserlinie sandig-schlickig, sah bräunlich aus und führte unter der Oberfläche reichlich Schwefeleisen. Auch fanden sich hier Algen (Cyanophyceen, Diatomeen u. a.) im Sand. Südlich liegt ein auch auf der Karte angedeuteter, bei Tiefwasser stehen bleibender See. An dieser Stelle fiel auch reichlich ausgeworfenes Seegras auf. — Ziemlich genau nördlich von M, bei N, also wieder innerhalb der Hochwasserlinie, auf dem flachen Sandplatz finden wir eine *Ammophila*-Pflanze. Das Grundwasser, das in einer Tiefe von 59 cm stand, führte hier 1,6 % Salz.

Von N gehen wir in nordwestlicher Richtung nach O, wo sich eine kleine *Agriopyrum*-Düne findet. Das Wasser steht hier bei 46 cm Tiefe und enthält 1,4 % Seesalz. Von O wandern wir in der Richtung auf den großen Borkumer Leuchtturm und gelangen wieder nach D, jenem

Agriopyrum-Dünenkomplex, von dem wir ausgegangen sind. Um den Pflanzenbestand vollständig zu registrieren, gehen wir noch von D ziemlich genau südlich bis zu einer *Ammophila*-Pflanze, (P); bei ihr steht das Grundwasser 54 cm tief und enthält fast 2% Salz. — Zwischen dieser *Ammophila* und der vorhin bei N beschriebenen, finden sich bei Q, R, S dann noch einige *Cakile*-Pflanzen und ein *Elymus*-Horst, die offenbar aus ähnlichen Konzentrationen Wasser saugen, wie die *Ammophila* bei N. — Schließlich ist zu sagen, daß sich bei T ein einziges kleines Exemplar von *Atropis maritima* fand. Der Boden war hier, wie auch der östliche und westliche Südzipfel unserer Plate stark ausgeblasen, sehr muschelreich, sandig, jedenfalls kein typischer Boden für den Aniel. — Von andern Schlickpflanzen sahen wir lediglich ein einziges, ausgeworfenes Exemplar von *Salicornia*. Der östliche Südzipfel selbst hatte keinen Pflanzenwuchs. — Ein Rückblick auf die Liste der von Leege auf dem Lütje Hörn im Laufe längerer Zeiten und bei mehreren Besuchen gefundenen Pflanzen und der von uns selbst dort am 10. IX. 1932 beobachteten zeigt uns, daß wir selbst nur eine einzige von Leege dort nicht gesehene Pflanze, nämlich *Atropis maritima*, vielleicht nur als flüchtigen Gast gefunden haben, während von den Leege'schen Pflanzen zur Zeit unseres Besuches *Alsine peploides*, *Matricaria inodora*, var. *maritima*, *Agrostis alba*, var. *maritima*, *Salsola Kali*, *Cerastium tetrandrum* und *Atriplex litorale* nicht nachzuweisen waren. : J

Wir wollen jetzt an Hand der Literaturangaben noch einen kurzen, vergleichenden Blick werfen auf die Besiedelung anderer junger Eilande an unserer ostfriesischen Küste und beginnen mit dem Memmert-sande. Dieser Name taucht nach Leege (l. c.) zuerst im 17. Jahrhundert auf; schwache „Anstäubungen“ begannen sich erst im Anfang der 80er Jahre des vorigen Jahrhunderts zu erhöhen und waren zuerst nur mit dem „Kalfamergras“, d. i. *Agr. junceum* bestanden, also mit derselben Pflanze, die sich nach Leege zuerst auf dem Lütje Hörn gezeigt hat¹⁾. 1888 fand sich dann auf dem Memmert *Elymus arenarius* ein, und zwar „nahe dem Brandungsraum der Westküste“, also offenbar an ganz ähnlichen Standorten, wie heute auf dem Lütje Hörn. 1888 traten auch die charakteristischen *Ammophila*-Horste auf den obersten Stellen der *Agriopyrum*-Dünen auf. Von andern 1888 zuerst gefundenen Pflanzen, die hier nur insoweit zu nennen sind, als sie auch auf dem Lütje Hörn

1) Auch auf Simons Sand, Boschplate und Rottumplate zwischen Rottum und Schermonnigkoog trat nach Leege *Agr. junc.* als erste Pflanze auf.

konstatiert wurden, führen wir an: *Salsola Kali* in der Teekzone, *Alsine peploides* auf niedrigen, maulwurfshügelähnlichen Dünen, *Cakile*, blühend und fruchtend im Teekgürtel. Zwei Jahre später findet Leege auch *Atriplex litorale*, *hastatum* und *patulum*, desgleichen ein Exemplar von *Matricaria inodora*, welche Pflanze sich dann später weiter verbreitete. *Agrostis alba* findet sich 1891, um später an Raum zu gewinnen und für Verschlickung zu sorgen. Ebenfalls 1891 findet sich *Cerastium tetrandrum* außer *triviale* und *semidecandrum*. Die erstgenannte Pflanze dringt bis zur Teekzone vor. *Atropis maritima* fand sich zuerst 1893 auf dem Memmert und nahm zu seit 1895. Wir sehen somit auf den ersten Blick, — im Einklang mit Leeges Ausführungen, eine weitgehende Übereinstimmung zwischen den ersten Spezies auf dem Memmert und denen, welche den Lütje Hörn jetzt besiedeln oder welche früher dort nachweisbar waren. —

Ähnliche Vegetationsverhältnisse zeigt u. a. die „Sandbank bei der Bake an der blauen Balge“, 3 km westlich von Wangeroog. Focke¹⁾ berichtet, daß es 1902 eine „hohe, selten überflutete Sandbank ohne Dünen gewesen sei. Im Sommer 1902 konnte er dort sechs Pflanzenspezies nachweisen, *Agriopyrum*, *Ammophila*, *Elymus*, *Cakile*, *Salsola*, und *Alsine peploides*; außerdem als vorübergehende Gäste noch *Aster tripolium*, *Scirpus maritimus* und *Tabernae-montani* und *Atriplex* sp. Wie Leege (1913, S. 285) sagt, waren „im letzten Jahre (1909) nur noch geringe Reste vorhanden“.

Der Flinthörn²⁾ ist ein südwestliches „Anhängsel“ von Langeoog mit besonders interessanter Entwicklungsgeschichte: Bis 1825 war es lediglich eine Sandplate, aber am 15. I. dieses Jahres wurden Haus-trümmer angeschwemmt, welche Dünen den Anfang gaben. Diese wuchsen, zeigten dann gewisse Rückschläge, um von 1845 ab sich wieder zu erhöhen. 1872 handelte es sich um „vielköpfige, hohe Dünen“, 1904 war der Flinthörn eine kleine grüne Sandinsel, mit Dünenketten und Tälern und einem Wattstrande. Die Höhe der Dünen wird 1913 auf 10 m angegeben. Für August 1872 werden auf den Dünen *Ammophila* und *Elymus*, auf Vordünen *Agriopyrum* genannt, ferner *Cakile* und ein Exemplar von *Salsola*. Für 1904 werden von Focke angegeben: 44 Spezies, von denen hier wiederum nur die auch auf

1) Focke, W. O., Zur Flora von Wangeroog. Abh. her. v. d. Naturw. Verein zu Bremen, 1903, Bd. 17, S. 440, 445, und: Änderungen der Flora a. d. Nordseeküste, eod. loco., 1906, Bd. 18, S. 175. Dazu auch Leege, O., l. c. 1913, S. 285.

2) Focke, W. O., Beiträge zur Kenntnis der Flora der ostfriesischen Inseln. Abh. her. v. Naturw. Verein zu Bremen, 1873, Bd. 3, S. 305.

Lütje Hörn gefundenen genannt seien: *Agrostis alba*, *Alsine peploides*, *Cerastium tetrandrum* und *semidecandrum*, *Salicornia herbacea*. Leege (1913, S. 285) fügte noch weitere acht Spezies hinzu, unter diesen *Atriplex litorale*.

Als Beispiel für eine junge Insel, die wir im Gegensatz zu den bisher erwähnten, nicht als „Düneninsel“ sondern mit Leege als „Marschbildung“ zu bezeichnen haben, nennen wir die Mellum zwischen Außenwaser und Außenjade¹⁾. Nach Leege (1915) finden wir auf einer „rekonstruierten Karte der Wesermündung um 1511“ zwei Flecken auf der Sandbank, welche nicht vom Mittelhochwasser bedeckt waren.

Das Grünland ist umgeben von einem nach O. offenen Dünenwall²⁾; es nahm 1904 7 ha, 1904 die doppelte Fläche ein und ist, wie Schütte sagt, nach Angabe von Schiffern etwa um die Mitte der 70er Jahre des vorigen Jahrhunderts entstanden. Als erste Pflanzen auf der Mellum werden von Juister Seehundsjägern der Krückfoot (*Salicornia herbacea*) und der Queller (*Atropis maritima*) angegeben. Für 1904 gibt Schütte 17 Spezies an, davon 12 auf der „Weide“. Unter den letzteren befinden sich mehrere typische Schlickpflanzen, wegen derer auf das Original zu verweisen ist. An Gewächsen, die auch für den Lütje Hörn bekannt geworden sind, nenne ich *Agrostis alba* und *Atropis maritima*. An Dünenpflanzen nennt Schütte (1904) *Agriopyrum junceum* und *acutum*, *Elymus*, *Cakile*, *Festuca rubra*. *Ammophila* trat eigenartigerweise erst 1905 zerstreut auf.

Weitere Angaben finden sich dann für den Mai 1914 bei Leege auf Grund von Beobachtungen, die er gemeinsam mit Heinen machte, welche die frühere Artenzahl verdoppeln. Wir entnehmen Leege noch folgende Daten:

Agrostis alba, seit 1913/14. An der Grenze des inneren Sandwalles und der Weide,

Ammophila arenaria, erst seit 1914 häufiger.

Atropis maritima, zuerst nicht üppig, 1914 häufig auf der Weide.

Agriopyrum junceum, im „Stäubungsgebiet“ häufig, nach innen verkümmern.

1) Die Mellum erinnert nach Leege (95. Jahresber. natf. Ges. Emden, 1910, S. 30) in dieser Hinsicht ganz an die kleinen Vogelhalligen, wie Norderoog oder Jordsand.

2) Focke, W. O., Zur Kenntnis des Mellum-Eilandes. Abh. her. v. Naturw.-Verein zu Bremen, 1905, Bd. 18, S. 365. — Leege, O., Festsch. Natf. Ges. Emden, 1915, S. 161 ff. — Schütte, M., Mellum, Jahrb. d. Vereins f. Natk. a. d. Unterwaser, 1903/4. Bremerhaven, 1905, S. 31, 42.

Elymus arenarius, 1903/04 spärlich auf dem Dünenkamm, 1905 reichlicher, 1914 an vielen Stellen des Dünenkamms.

Salsola Kali, zerstreut 1905 und 1914.

Atriplex litorale, 1914 häufig im Teekgürtel.

Alsine peplodes findet sich verhältnismäßig spät ein, 1914 auf dem westlichen Sandwall häufig.

Suaeda fehlt 1904, auch 1914 nicht so häufig wie *Salicornia*.

So sehen wir denn, daß solch eine Marschbildung wie die Mellum naturgemäß als erste Besiedler andere Pflanzen aufweist, als Sandinseln, daß aber im übrigen die erste Flora des Strandes und der Dünen auch der Mellum durchaus an die erste Vegetation der Sandinseln, so auch des Lütje Hörn erinnern. Warum freilich *Ammophila* sich in größerer Menge erst verhältnismäßig spät auf der Mellum zeigt, desgleichen *Alsine peplodes*, ob hier edaphische Bedingungen oder andere Gründe mitgewirkt haben, entzieht sich meiner Kenntnis.

Wir wenden uns zum Schluß derjenigen Frage zu, welche den eigentlichen Anstoß zu unserem Besuche des Lütje Hörn gegeben hat: einer Analyse der Standortsverhältnisse der dortigen Pflanzen unter besonderer Beachtung des Salzgehaltes des Bodens und des Grundwassers, — natürlich nur insoweit, als ein einziger kurzer Besuch eine solche Analyse überhaupt zuläßt. —

Auf unserer zweiten Karte sind von A. Arnold zwei Isohalinen für das Grundwasser, diejenige für 1,5‰ und diejenige für 2‰ eingetragen, deren annähernder Verlauf sich aus unseren Konzentrationsmessungen ergibt. Zunächst ist daraus ersichtlich, daß der Salzgehalt des Grundwassers, obwohl es an allen Stellen ungefähr gleich tief unter der Oberfläche steht, — 46 bis 58 cm — im Osten der Insel entschieden beträchtlicher ist, als im Westen. Das ist zweifellos dadurch bedingt, daß im Westen im allgemeinen der Boden gröber ist, der Sand lockerer liegt, als im Osten, wo er feinkörniger und dichter gelagert ist. Die Folge hiervon ist, daß der Boden im Osten mehr Wasser bzw. Salzlösung kapillar festhalten kann als im Westen. Der lockere Sand im Westen der Insel ermöglicht es dem Regen leicht und schnell tief einzudringen und so das Grundwasser stärker auszusüßen als im Osten, wo das Regenwasser nicht tief in den Sand eindringen kann, da der feinere dicht gelagerte Sand schon in stärkerem Maße mit Kapillarwasser gesättigt ist. Das Regen-(Süß-)Wasser wird daher hauptsächlich oberflächlich zum Meere hin abfließen und der Boden weniger schnell ausgesüßt. Die Unterschiede in der Korngröße des Sandes im Osten und Westen der Insel bedingen weiter eine starke

Verschiedenheit in der Durchlüftung des Bodens. Und diese beiden Faktoren, Salzgehalt und Durchlüftung, sind wohl auch die wichtigsten, welche die stärkere Bewachsung der Westhälfte bedingen und die fast vollkommene Vegetationslosigkeit des Ostens. Ob noch andere Faktoren, etwa Unterschiede im Nährstoffgehalt des Bodens hinzukommen, diese Frage muß offen bleiben.

Was dann weiter bei unseren Messungen der Salzkonzentration des Grundwassers und der Bodenproben besonders auffallen muß, ist die Tatsache, daß süßes oder fast süßes Wasser auf dem Lütje Hörn noch nirgends anzutreffen ist. Die schwächste von uns festgestellte Konzentration beläuft sich auf ca. 1,2‰ Seesalz. So sind für die jetzige Zeit alle etwas salzempfindlicheren Pflanzen ausgeschlossen.

Wenn Léege auf dem Lütje Hörn auch *Alsine peploides* antraf, so ist es wohl begreiflich, daß sie sich offenbar dort nicht auf die Dauer hat einnisten können, da diese Pflanze nach unseren eigenen Kulturerfahrungen nur ca. 1‰ Seesalz im Boden vertragen kann. Dabei muß mangels eingehenderer Erfahrungen die Frage freilich zunächst noch unbeantwortet bleiben, ob es in dieser Spezies verschieden salzfeste Sippen gibt, ob ferner unter den Bedingungen des Seeklimas die Pflanze mehr Salz im Boden verträgt, als unter andern Verhältnissen. Nicht ganz ausgeschlossen ist es auch, daß in regenreicheren Perioden sich auf Lütje Hörn zeitweilig stärker ausgesüßte Stellen finden, als es zur Zeit unseres Besuches der Fall war. Ähnliches wie für die *Alsine* gilt für die von Léege, aber nicht von uns auf Lütje Hörn gefundene *Agrostis alba*, die, soweit mir bekannt, nur in süßem oder fast süßem Boden (z. B. auf Borkum) vorkommt, wiederum mit der Einschränkung, daß es vielleicht Sippen geben könnte, die mehr Salz vertragen. Wenn wir andererseits *Atropis maritima* auf Lütje Hörn nur in einem Exemplar gesehen haben, so liegt das natürlich nicht an zu hohem Salzgehalt des Substrates, sondern an dem Umstand, daß der Boden auf Lütje Hörn nicht hinreichend schlickig für solche Gewächse ist, oder erst außerhalb der Hochwasserlinie am Südrande der Insel diese Eigenschaft zur Schau trägt. Hier liegt ein Unterschied vor zwischen Lütje Hörn und andern jungen Eilanden, wie z. B. Flinlhörn (s. oben S. 9). Aus diesem Grunde fehlen ja auch vorläufig *Suaeda* und *Salicornia* auf dem Lütje Hörn.

Wir werfen in diesem Zusammenhang noch einen Blick auf *Agriopyrum*, *Elymus* und *Ammophila*. Auch für diese Gräser gilt zweifellos, daß sie auf Lütje Hörn im Kampfe stehen mit dem Salzgehalt des Bodens. Zumal an die Salztoleranz von *Agriopyrum* und *Ammophila* werden zweifel-

los sehr hohe Ansprüche gestellt: Auf Norderney, so fanden Arnold und ich, kommt *Agriopyrum*, obwohl es in Kulturen weitaus mehr verträgt, nur an Stellen mit höchstens ca. 2% Seesalz vor, während wir es auf Lütje Hörn in Boden finden, dessen Wasser schier 3% enthält. Noch auffallender vielleicht gilt dasselbe für *Ammophila*, die wir auf Norderney im Boden finden, der höchstens 1% Seesalz enthält, während sie auf Lütje Hörn, allerdings ganz vereinzelt, sich sogar noch dort findet, wo im Grundwasser ca. 2% Seesalz nachzuweisen sind. Das ist ungefähr dieselbe Konzentration, die von dieser Pflanze in Kulturen, die hier in Münster durchgeführt wurden, allenfalls noch ertragen wird¹⁾.

Jedenfalls zeigen unsere Untersuchungen so viel, daß abgesehen von andern Dingen, katastrophalen Sturmfluten usw., zur Zeit auch der Salzgehalt des Bodens einen sehr wesentlichen beschränkenden Faktor für die Vegetation darstellt.

Wie wird sich der Lütje Hörn und seine Vegetation in Zukunft gestalten? Es wäre vermessen, diese Frage bündig beantworten zu wollen. Daß die meisten Forscher, die in diesen Fragen urteilsfähig sind, es für wahrscheinlich halten, daß unser Inselchen über kurz oder lang den Fluten wieder ganz zurückgegeben werden wird, ist schon erwähnt; jedenfalls kann es wegen des untermeerischen Tales der Oster-Ems, nicht, wie die andern ostfriesischen Inseln, nach Osten wachsen. Wohl aber wäre in der Zukunft die Möglichkeit eines weiteren Wachstums der Sandplate nach NW gegeben, und dann wäre, wenn ich recht sehe, die Möglichkeit schließlich nicht ganz ausgeschlossen, daß die Sandanhäufung durch die NW-Winde so erheblich werden könnte, daß die *Agriopyrum*-Dünen, die wir auf Lütje Hörn beobachtet haben, sich mehr und mehr erheben und vergrößern, bis schließlich ähnliche Grundwasserverhältnisse, wie auf den andern Inseln, sich einstellen; d. h. daß innerhalb des Dünensandes zunächst größere Mengen von Regenwasser kapillar festgehalten werden und schließlich auch süßes Grundwasser sich auf die Dauer über dem Salzwasser ansammeln kann. So würden Bedingungen für das Wachstum weiterer Pflanzen geschaffen werden, damit auch für weiteres Wachstum der Dünen.

Ob nun die Insel Lütje Hörn Bestand haben wird oder nicht, vielleicht hat in beiden Fällen der vorliegende Versuch, ein Momentbild ihrer Vegetation zu geben, ein gewisses Interesse. Meinen drei oben genannten Begleitern spreche ich zum Schluß nochmals meinen besten Dank für ihre Mitarbeit aus.

1) Vgl. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1930, Bd. 48, S. 127.

Beobachtungen an der Flechte *Solorina crocea* (L.) Ach.

Von O. V. Darbshire (Bristol).

(Mit Tafel I.)

Die meisten Flechten sind zusammengesetzt aus einer Pilzart und einer Algenart. Es gibt aber Flechten, die neben einer Pilzart zwei nicht nahe verwandte Algenarten beherbergen, und zwar dann meist eine grüne und eine blaugrüne Art. Das bekannteste Beispiel hiervon stellt *Peltigera aphthosa* L. dar, die von Babikof (1878—1880), Moreau (1928, S. 96), Darbshire (1927, 1932), Goebel (1926, S. 73 und 1928, S. 207) und Kaule (1931, S. 5) beschrieben und besprochen worden ist. Die Gonidienhauptschicht besteht bei dieser Flechte aus einer grünen Alge, *Coccomyxa Peltigerae* Warén. In Gestalt von kleinen, scharf umschriebenen und schuppenartigen Auswüchsen kommen aber auf der Oberseite des Metathallus dieser Flechte regelmäßig sogenannte Cephalodien vor, in deren Pilzgewebe sich als Gonidien Nostoczellen, also Cyanophyceen, vorfinden. Diese blaugrünen Algen gelangen in ganz bekannter Weise von außen am Rande in die Flechte. Jedes Cephalodium verdankt seine Entstehung dem Eintritte von mindestens einem Nostocfaden. Die Gesamtheit der Cephalodien nimmt aber einen ganz geringen Teil der ganzen Oberfläche des Metathallus ein.

Bei *Solorina crocea* kommen nun ebenfalls neben grünen Algen auch blaugrüne Algen als Gonidien vor, aber letztere liegen nicht in besonderen, scharf umschriebenen Cephalodien. Sie bilden vielmehr eine allerdings vielfach unterbrochene Lage von größeren Gonidienestern im losen Marke des Metathallus, die sich unter der ununterbrochenen, wenn auch gelegentlich durchlöcherten grünen Gonidien-schicht ausbreiten.

Beschrieben ist der Aufbau von *Solorina crocea* schon verschiedene Male. Die von Schwendener veröffentlichten Abbildungen sind allerdings kaum als zu *Solorina crocea* gehörig zu erkennen (1863, II,

Tab. 9, Fig. 10—13). Die Beschreibung im Texte zeigt außerdem deutlich, daß der Verfasser damals eben noch nicht die wahre Natur der Flechtengonidien erkannt hatte (1863, II, S. 176). Schwendener zitiert nach Koerber die höchst eigenartige Beschreibung des Thallus von *Solorina crocea*, die früher Massalongo veröffentlicht hatte. Diese Beschreibungen haben aber heute nur noch geschichtliches Interesse. Forssell bespricht die *Cephalodia interna* unserer Flechte und ihm fällt schon auf, daß sich in diesen Cephalodien die Nostoczellen seitlich weit ausbreiten (1883, S. 48—50).

Hue war der erste Lichenologe, der erkannte, daß bei *Solorina crocea* die blaugrünen Algen eigentlich eine zweite ausgedehnte Gonidien-schicht bildeten, welche der höher gelegenen grünen Gonidienschicht gleichgestellt werden mußte (1910, S. 332). Er war sich wohl des großen Interesses dieser Auslegung bewußt. Er hat später in seiner gründlichen Weise den Aufbau dieser Flechte anatomisch genauer beschrieben, ohne aber seinen früheren Ergebnissen viel neues hinzuzufügen (1911, S. 5—12).

Die Moreaus stimmen mit der Auslegung von Hue nicht überein. Sie erblicken in den ausgedehnten Nestern von *Nostoc* nur interne Cephalodien (1921, S. 85, Tab. 33, Fig. 4—6). Das hatte Forssell schon getan (1883, S. 48—50). Die Moreaus geben auch etwas an über den Ursprung und die Entwicklung der Cephalodien. Ohne in der Lage gewesen zu sein, den Vorgang näher zu beschreiben, glaubten sie zuerst doch, daß die Nostocalgen am Rande in die Flechte eindringen (1921, S. 85). Brieflich haben mir aber die Verfasser vor kurzem in zuvorkommendster Weise mitgeteilt, daß sie hauptsächlich aus der allgemeinen Lage der Nostoczellen im Thallus der Flechte schlossen, daß die blaugrünen Algen am Rande aufgenommen würden. Das tatsächliche Eindringen dieser Algen ist also noch nicht beobachtet worden. Kaule ist in der Deutung der blaugrünen Gonidien derselben Meinung wie die Moreaus und glaubt nicht an die doppelte Gonidien-schicht (1931, S. 10, Fig. 3, b).

Ich habe diese kleine Arbeit unternommen, um die anatomische Stellung der zwei Algenarten als Gonidien in dem Haushalte der Flechte *Solorina crocea* zu untersuchen. Es stand mir reichlich vortreffliches frisches Material zur Verfügung, das mir mein Kollege, Dr. Macgregor Skene, im Spätsommer 1932 auf Ben Lawers in Schottland freundlichst gesammelt hatte. Das Material wurde frisch mit der Hand geschnitten oder in üblicher Weise fixiert, durch meinen Assistenten Joyner mit dem Mikrotom geschnitten und dann gefärbt.

Dem Colston Research Fund verdanke ich einen Beitrag zu den Unkosten der Ausstattung dieser Arbeit.

Solorina crocea (L.) Ach. ist eine etwas lederartige Laubflechte, flach ausgebreitet und mit einem etwas aufwärts gebogenen Rande versehen. Der Metathallus ist oberseits graufarben und unregelmäßig rissig. Angefeuchtet hat die obere Seite das Aussehen eines weißen Netzes, dessen Maschen ziemlich dunkelgrün erscheinen. Unterseits hat der Thallus bis an den Rand eine auffallende orangerote Farbe. Er ist mit ziemlich enganliegenden und dicken, gleichfarbigen Adern versehen, denen hier und dort, aber immer spärlich, Rhizinen entspringen. Diese Flechte bewohnt nur hohe, alpine Gegenden, wo sie aber oft in großen Mengen auftreten kann (Migula, 1929, I, S. 374, Taf. XL, fig. 6).

Über den Aufbau des Thallus läßt sich folgendes sagen. Im älteren Metathallus kann man bei *Solorina crocea* mittelst eines senkrechten Längsschnittes die folgenden Gewebeschichten unterscheiden (Fig. 3, 4, 5).

Am deutlichsten treten die aufrechten pyramidenartigen Gebilde der grünen Gonidienschicht ins Auge. Die meisten derartigen Gebilde stehen an ihren breiteren unteren Enden miteinander in Verbindung. Unterhalb der grünen Gonidienschicht liegt der sehr lose Teil der Markschicht. In diesem losen Markgewebe finden sich die Nester der blaugrünen Nostocfäden. Über diesen Nestern ist die grüne Gonidienschicht öfters unterbrochen. Unter der losen Markschicht liegt der viel festere Teil des Markes, dessen Hyphen alle mehr oder weniger längs verlaufen in einer Richtung nach dem Rande des Thallus zu. Sie tragen mit zur Bildung der Adern bei. An der Unterseite des Thallus befindet sich der lose Hypothallus. Dieser besteht aus großen, aber lose verflochtenen Pilzhypphen, die sich durch die bekannte stark orangerote Farbe auszeichnen. Zwischen den Adern finden sich wie bei *Peltigera canina* Willd. die einfach gebauten Cyphellen. *Solorina crocea* zeigt an den Endhyphen der Rhizinen dieselbe Art und Weise der Hyphenverbindungen, die alle *Peltigera*-arten kennzeichnet (Darbishire, 1926, S. 734, Tab. 28, Fig. 10—12).

Von dem losen Marke aus dringen Hyphen zwischen die Nostocfäden ein, so daß aller Raum zwischen diesen Algenzellen von Pilzfäden jeder Gestalt und Größe ausgefüllt ist. Einige Fäden dringen von dem losen Marke auch in die grüne Gonidienschicht ein. Bei dünnen Schnitten kann man sehen, daß ziemlich jede grüne Zelle von Pilzhypphen mehr oder weniger eng umschlossen ist. Es wachsen in

der Tat fast überall aus dem Marke Hyphen nach oben zwischen die Algengruppen, um endlich die Rinde zu bilden. An solchen Stellen, wo sich die Pilzfäden zwischen die Algen nach oben zu hindurchdrängen, sind die einzelnen Pilzzellen schmal und lang. Höher in der Rinde werden die Zellen breiter und kürzer. Die äußersten Zellen sind klein und sie werden dort allmählich, aber sehr langsam, scheinbar abgeworfen. Die äußerste Rinde wird nach dem Abwerfen von innen wieder erneuert. Auch im ganz alten Metathallus scheint die Rinde erneuerungsfähig zu sein. Das ist bei *Peltigera canina* Willd. und *P. praetextata* (Flk.) Zopf jedoch nicht der Fall (Darbishire, 1926, S. 729). Die Spitzen der grünen Algengruppen reichen bei *Solorina crocea* nicht bis ganz an die obere Seite der Rinde. Die einzelnen Algenzellen scheinen hier nicht regelmäßig abzustarben oder sie werden jedenfalls nicht regelmäßig abgeworfen, wie es Kaule beschreibt (1921, S. 16). Gelegentlich reißt die Rinde gerade über der Spitze einer Algenpyramide. Einzelne Zellen der Algen gehen dabei wohl zugrunde. Jeder solcher Riß wird aber schnell durch auswachsende Hyphen der Rinde wieder geschlossen. Bei Arten von *Peltigera* nimmt die Rinde keinen Anteil an der Heilung eines Risses. Das tun tiefergelegene Pilzhypen (Darbishire, 1926, S. 741).

Die Nostocgruppen liegen frei im losen Marke. Sie sind nicht durch irgendwelches wandartiges Pilzgewebe eng umschlossen oder abgegrenzt. In vielen Fällen liegen über den blaugrünen Algennestern, Zelle an Zelle, die grünen Algen. An anderen Stellen ist, wie gesagt, die grüne Schicht dort durchlöchert, wo sie über einer blaugrünen Gruppe liegt.

Wir wollen uns nun etwas eingehender mit der Verteilung der beiden gonidienbildenden Algen beschäftigen. Das grüne Gonidienlager zeigt als ganzes genommen eine eigentümliche und wohl einzig dastehende Verteilung der enggepackten kleinen Algenzellen. Am Rande des Prothallus besteht dasselbe aus einer dünnen Schicht von ganz eng zusammenliegenden Zellen, die zur grünen Alge *Coccomyxa Solorinae croceae* Chodat (1913, S. 223—228) gehören. Zwischen diesen winden sich zuerst ganz wenige Hyphen hindurch. So erscheint die Schicht am Prothallus zuerst im Längsschnitt ziemlich gleichmäßig dunkelgrün. Das ändert sich aber bald. Diese Änderung zeigt sich deutlich in einem etwas älteren senkrechten Längsschnitte. Die Algen der zuerst gleichmäßig gefärbten Schicht weichen nach oben zu bald auseinander, und zwar in regelmäßiger Weise. Diese Erscheinung kommt dadurch zustande, daß die Rinde sich von oben nach unten zu

keilförmig in die grüne Gonidienschicht hineinzudrängen scheint, ohne daß jedoch die Gonidienschicht an ihrem unteren Ende vollständig unterbrochen wird. Auf diese Weise bilden sich allmählich in regelmäßigen Abständen helle verkehrtkeilförmige Rindenstücke, die mit aufrechtkeilförmigen Stücken der grünen Algen abwechseln. Die letzteren bleiben aber, wie gesagt, vorerst am Grunde miteinander verbunden, obgleich die Schicht hier sehr dünn sein kann. Zwischen den unteren Gonidien verlaufen die dem Marke entspringenden Pilzhypphen, die sich dann in der Rinde ausbreiten und so die hellen Rindenkeile zustande bringen. Die Rindenkeile stehen an ihrem oberen Ende allseits miteinander in Verbindung. Ein senkrechter Querschnitt zeigt so ziemlich dasselbe Bild wie ein Längsschnitt. Unter der grünen Schicht liegen im losen Marke des Metathallus die Gruppen von blaugrünen Algen, deren einzelne Fäden hauptsächlich in einer senkrechten Richtung verlaufen. Über diesen Nostocnestern ist, wie gesagt, des öfteren die grüne Schicht unterbrochen.

Es ist nicht schwer, zu sehen, wie die verkehrtkeilförmigen Rindenstücke am Protothallus entstanden sind. Ganz dicht am Rande biegen sich die oberen randwärts verlaufenden Markhyphen aufwärts und zurück. Sie bilden auf diese Weise auf der Oberseite bald eine bis zu $10\ \mu$ tiefe Schicht, die schließlich aus toten Zellen besteht und als primäre Rinde angesehen werden kann. Sie wird später abgeworfen. Indem sich am Rande die äußersten Schichten fortwährend vorwärts drängen, entstehen im Protothallus durch Verzweigung neue aufrechte Hyphen, welche die erste echte Rinde bilden. Zum Teil drängen sich auch schon neue Hyphen vom Marke kommend zwischen die grünen Algenzellgruppen. Hierdurch wird die Algenschicht am Rande erweitert. Die grüne Schicht ist ganz am Rande nicht tief, aber schon weniger als $80\ \mu$ vom Rande entfernt fängt die Bildung der hellen Rindenkeile an. An Stellen, wo die Rindenhyphen von unten kommend zwischen die Algengruppen eindringen, messen die Hyphen kaum $3\text{--}4\ \mu$ im Durchmesser. Auf der Höhe des oberen Randes der Gonidienschicht sind die Zellen in der Rinde aber schon $5\text{--}9\ \mu$ dick. Auf diese Weise entstehen also die oberen breiteren Rindenkeile. Ganz weit zurück im älteren Metathallus haben die unteren Hyphenzellen der Rinde eine Dicke von etwa $4\text{--}8\ \mu$, während die oberen $10\text{--}15\ \mu$ dick sind. Nicht nur werden die Zellen oben dicker und besitzen dickere Wände, es entstehen auch fortwährend neue Hyphenzweige am unteren Ende. Die grünen Algen wachsen offenbar am Grunde der ganzen Schicht am eifrigsten und die Pyramiden bleiben dadurch am unteren

Ende miteinander in Verbindung. Es können sich auch neue Pyramiden bilden.

Eine Flächenansicht der Oberseite des Metathallus gewährt nun ein eigentümliches Bild. Trocken sieht man, wie gesagt, eine etwas graufarbene Oberfläche mit unregelmäßigen Rissen. Feuchtet man den Thallus jedoch an, so erblickt man bei auffallendem Lichte ein weißes Netz, in welchem die verschieden gestalteten Maschen dunkelgrün erscheinen (Fig. 1). Das kann man schon mit der Lupe deutlich sehen. Macht man aber von einem Stück Thallus ein Präparat, von dem man die Luft entfernt, und dann in Glyzerin-gallerte legt, so bemerkt man bei durchfallendem Lichte ein dunkelgrünes Netz mit zuerst ziemlich gleichgroßen hellen Maschen (Fig. 2). Das Bild hat sich also vollständig geändert. Wie kommen diese zwei Erscheinungen nun zustande? In der zuletzt erwähnten Ansicht stellen die hellen Maschen im dunkelgrünen Netze die oberen breiten Enden der Rindenkeile dar. Das dunkelgrüne Netz besteht aus den etwas tiefer gelegenen schmalen Teilen der grünen Gonidienschicht, welche durch die Rindenkeile getrennt werden. Die grüne Gonidienschicht bildet daher in der ganzen Flechte, auch im Metathallus ein zusammenhängendes Netz, das dunkelgrün aussieht mit hellen Maschen. Die hellen Maschen sind im älteren Metathallus weder alle gleichmäßig groß noch so regelmäßig rund wie im jüngeren Metathallus. Zwischen den gewöhnlich kleineren und runden Maschen finden sich größere Öffnungen von ganz unregelmäßigem Umriss (Fig. 2). Die größeren Öffnungen kommen meist in Gruppen vor und sind von den kleineren deutlich geschieden. Die kleineren Öffnungen sind am Grunde immer noch etwas grün. Die Gonidienschicht ist hier nicht ganz unterbrochen, wenn sie auch sehr dünn sein kann. Am Grunde der größeren hellen Maschen im grünen Netze fehlen die grünen Algen aber ganz. Unter solchen Stellen finden sich dann in dem losen Marke die blaugrünen Nostocnester (Fig. 2, schraffiert gehalten). Am besten gleich unter einer solchen hellen Masche entwickelt, reichen sie doch oft unter die grünen Teile des Netzes. Die Nostoczellen bilden größere Gruppen, die sich hauptsächlich unter dem weitmaschigen hellen Teil des grünen Netzes ausbreiten (Fig. 3 und 4). Im ausgewachsenen Metathallus finden sich also bei *Solorina crocea* zwei verschiedene Gonidienarten. Die grünen bilden die obere Netzschicht und darunter finden sich etwas weniger weit ausgebreitet die Gruppen von blaugrünen Gonidien. Die längste ununterbrochene blaugrüne Algengruppe, die ich gesehen habe, war 8 mm lang und erreichte eine Tiefe von 170 μ . Es war nicht möglich, in diesem Falle

auch die Breite zu messen. Ich habe jedoch in einem anderen Falle eine Breite von 3 mm feststellen können. Das größte helle Maschenstück in dem grünen Netze gleich über einer Nostocgruppe, das ich beobachtet habe, war 230 μ breit.

Die Ansicht der Oberfläche bei auffallendem Lichte ist, wie gesagt, ganz anders als bei durchfallendem Lichte. Das kommt dadurch zustande, daß die als Pyramiden erscheinenden oberen Spitzen der grünen Gonidiengruppen eben tatsächlich pyramidenartig aufgebaut sind. Diejenigen Teile des grünen Gonidiennetzes, welche als die Knotenpunkte des Netzes bezeichnet werden könnten, reichen höher hinauf, als die Teile, welche die Knotenpunkte verbinden. So entsteht, nur bei auffallendem Lichte sichtbar, das ununterbrochene helle Rindennetz (Fig. 1).

Woher kommen nun die Nostocfäden, die man im Metathallus findet? Sie liegen frei im losen Marke ohne durch eine besondere Hyphenumwandlung eingeschlossen zu sein. Sie liegen ebenso frei wie die Nostocgonidien bei *Peltigera canina* Willd. Man kann hier also nicht von inneren Cephalodien reden. Man sucht natürlicherweise am Rande nach den jüngsten Stadien der Nostocfäden. Man findet auch tatsächlich daselbst kleinere Gruppen, die alle durch ein dichtes Plectenchym umspinnen zu sein scheinen. Diese umspinnenden Nostocnester täuschen normale Cephalodien vor und sie verdanken diesem Umstande am Protothallus wahrscheinlich ihre Deutung als Cephalodien. Die Nostocgruppen in einem älteren Teile des Thallus kann man in keiner Weise mit Cephalodien vergleichen. Wie entstehen nun die zuerst cephalodienähnlichen Gebilde? Das Wachstum der grünen Gondien-schicht ist ein zentrifugales und hält mit dem zentrifugalen Wachstum des Flechtenpilzes Schritt. Die Ausdehnung der Nostoczellen ist naturgemäß ebenfalls hauptsächlich ein zentrifugales. Das Wachstum der blaugrünen Algen bleibt aber hinter dem der grünen Zellen zurück. Daß am Rande aber, wenigstens gelegentlich, ein sehr starkes Wachstum der Nostoczellen stattfindet, kann man daran sehen, daß sich die Nostocfäden in zentrifugaler Richtung strecken (Fig. 4 und 7). Der Druck der sich streckenden Fäden kann nicht gering sein, denn die vom Marke kommenden Pilzhypen werden seitlich und nach dem Rande zu stark verdrängt, ohne jedoch die Verbindung zwischen Mark und Rinde zu unterbrechen (Fig. 7). Diese verschobenen Fäden bilden die Umwallung der Nostocnester und erzeugen den Eindruck, als ob die letzteren Cephalodien darstellten. Man findet gelegentlich am Rande Ansammlungen von Nostocgruppen, deren innerste Fäden eng zusammengerollt sind wie im älteren Metathallus. Nach dem Rande zu werden

die Knäuel allmählich loser und die einzelnen Fäden strecken sich und bilden schließlich die erwähnten langgestreckten Nostocfäden (Fig. 7). Die Gestalten der einzelnen Zellen in einem zentrifugal gestreckten Nostocfaden sind sehr verschieden. Zum Teil sind die einzelnen Zellen von derselben rundlichen Gestalt mit abgeflachten Enden, wie sie im Metathallus vorkommen. Nicht selten finden sich aber auch Zellen, die sich stark verlängert haben. Diese langgestreckten Formen lassen sich immer leicht durch Übergänge von den mehr rundlichen ableiten (Fig. 8, 9, 10). Die sonst in den anderen Teilen des Thallus von *Solorina crocea* nie vorkommenden schmalen Zellen erinnern an die von Geitler abgebildeten Dauerzellen von *Nostoc ellipsosporum* (Desm.) Rabh. (1925, S. 299 und S. 297, Fig. 348 a). Es ist aber hier nicht möglich, festzustellen, ob wirklich Dauerzellen vorliegen. Die betreffenden Zellen können bei einer Länge von $12\ \mu$ eine Breite von $3\text{--}4\ \mu$ aufweisen. Es ist kaum zu bezweifeln, daß das Nostoclager an dieser Stelle nach dem Rande zu tätig im Wachsen begriffen ist. Diese Nostocschicht bildet also eine zentrifugal sich ausdehnende Gonidienschicht genau so wie die *Cocomyxaschicht*. Beide Schichten sind bei *Solorina crocea* schließlich gleichberechtigte Gonidienschichten. Beide wachsen mit dem Wachstum des Protothallus allmählich vorwärts. Man findet wohl gelegentlich in einem Schnitte in der Nähe des Randes, also am Protothallus, eine einzelne wenigzellige Nostocpflanze von Pilzfäden umschlossen. Ein solches kleines Nest scheint zuerst den Anfang einer größeren Gruppe darzustellen. Betrachtet man aber die nächstliegenden Mikrotomschnitte, so kann man bald feststellen, daß diese kleine Gruppe einen seitlichen Ausläufer einer größeren Gruppe darstellt. Ein einziger Handschnitt würde für einen solchen Fall nicht genügen. Ich habe bislang nie eine wirklich kleine Gruppe von Nostoczellen am Rande gesehen, bei der ich sicher behaupten könnte, daß sie mit keinem weiter zurückliegenden Nest in Verbindung stünde. Alle solche Gruppen liegen außerdem auch schon im losen oberen Marke, also über den genau längslaufenden Markhyphen, die im Rande enden. An keiner Stelle habe ich eine Gruppe von Nostocfäden gesehen, von der ich behaupten könnte, daß sie von außen eingedrungen wäre, um der Nostocschicht einverleibt zu werden. Trotz eifrigen Suchens habe ich nur einmal auf der Unterseite des Thallus ein paar Nostoczellen gesehen. Die am Rande auslaufenden Pilzhypen bilden oberseits und unterseits, und bis ganz vorne, eine ziemlich feste plectenchymatische Schicht, die ein Eindringen von Nostocfäden zum mindesten sehr erschweren würde. Ich habe auch

im Hypothallus keine hervorstehenden Pilzfäden gesehen, die durch ihr äußeres Aussehen oder sonstwie den Eindruck von reizbaren Hyphen machen.

Trotzdem halte ich es nicht für unmöglich, daß doch Nostoczellen von unten in den Thallus eindringen können. Ihr Drang nach oben dem Lichte zu würde sie dorthin in das lose Mark ziehen, bis sie ihre gewöhnliche Stellung und Lage erreichten, wo sie genug Licht erhalten und doch der Wasserzufuhr nahe liegen würden. Im losen Mark angekommen, würden sie sich natürlicherweise ausbreiten und durch Druck die benachbarten Hyphen zusammendrängen und dadurch eine Scheinwandung erzeugen. Ich will also nicht bestreiten, daß gelegentlich ein Nostocfaden am Hypothallus und am Rande in den Thallus von *Solorina crocea* eindringen kann. Ich selber habe aber derartiges noch nie trotz eifrigen Suchens beobachtet. Die Bemerkung von Hue (1911, S. 10) scheint mir also wohl berechtigt, daß *Solorina crocea* eben zwei gleichstehende Gonidienschichten besitzt.

Daß die blaugrünen Algen tiefer als die grünen liegen, kann uns nicht in Erstaunen setzen. Harder hat das Verhalten der endophyten Nostoczellen bei *Gunnera scabra* besprochen (1917, S. 235). Diese Alge wohnt in fast vollständiger, wenn nicht vollständiger Dunkelheit, aber sie gedeiht gut. Es ergab sich, daß außerhalb der *Gunnera* dieses Nostoc in der Dunkelheit gut wachsen konnte, wenn ihm nur genügend organische Nahrung zur Verfügung stand. Es gedeiht im Dunkeln nicht bei Zufuhr von rein anorganischer Nahrung. Man sieht also, daß bei Nostoc das Licht nicht dieselbe Rolle spielt wie es bei *Coccomyxa* der Fall sein würde. Die für das Nostoc notwendigen Bedingungen sind erfüllt, wenn es sich unter der grünen Schicht ausbreiten kann. Trotzdem findet hier und da eine vollständige Unterbrechung der grünen Gonidienschicht über einer Nostocgruppe statt. Diese vollständige algenfreie Rindensäule entsteht wohl in der folgenden Weise. Die Flächenausdehnung der ganzen *Solorina*flechte kommt dadurch zustande, daß die oberen Zellen der Rindenhyphen breiter werden und daß frische Hyphen vom Marke aus nach oben wachsen. Normalerweise würden sich nun die grünen Algen mit der Ausdehnung der Rinde auch seitlich ausbreiten. Warum fehlen aber an gewissen Stellen über den Cyanophyceennestern die grünen Zellen? Eine tödliche Wirkung seitens der blaugrünen Algen auf die grünen Algen findet nicht statt. Das erwähnt schon Kaule (1931, S. 16). Man findet die beiden Arten oft ganz dicht aneinander gut wachsend. Ich möchte fast annehmen, daß die größeren Nostocnester das von

der Unterseite kommende Wasser mit größerer Kraft anziehen als die grünen Algen. Es erreicht also gleich über einer Nostocgruppe weniger Wasser die Rinde als anderswo. Die grünen Algen wachsen dann einfach nicht in dieser Richtung, wenn sich die Rinde ausbreitet. Die zwischen den Nostoczellen nach oben wachsenden und die Rinde bildenden Hyphen sind nur gewöhnliche Markhyphen und nicht besondere Cephalodienhyphen wie es Kaule meint (1931, S. 16). Im Metathallus liegen die beiden Algengonidien frei im Marke und in der Rinde und man kann in keiner Weise von Cephalodien sprechen.

Was ist nun das Verhältnis dieser drei Organismen zueinander? Es liegt in erster Linie eine Erscheinung „des Zusammenlebens ungleichnamiger Organismen, der Symbiose“ vor, wie de Bary, der Schöpfer dieses Ausdruckes, sagt (1879, S. 5). Es ist dieses die einzige Deutung der Symbiose im weitesten Sinne des Wortes, die sich de Bary erlaubt, und als „exquisitestes“ Beispiel bezeichnet er den vollständigen Parasitismus (1879, S. 6). Er sieht in dem Ausdruck der Symbiose eine Sammelbezeichnung, unter welcher er zwei Hauptkategorien unterscheidet, „die antagonistische mit gegenseitiger Bekämpfung und die im weiteren Sinne mutualistische mit gegenseitiger Förderung“ (1879, S. 21). Die Symbiose im Sinne de Barys ist nicht nur als „das Zusammenleben verschiedener Organismen zum gegenseitigen Vorteil“ zu betrachten, wie es Vouk tut (1926, S. 661).

Das Zusammenleben ungleichnamiger Arten in einer Flechte ist von vornherein nur möglich, wenn die betreffende Alge einem tödlichen Parasitismus seitens des Pilzes gegenüber immun ist, also ein enges Zusammenleben erlaubt, ohne dabei Schaden zu erleiden. Dasselbe muß der Fall sein in dem Verhältnis von Pilz zu Alge vom Standpunkte des Pilzes aus gesehen. Dieser Zustand ist Vorbedingung für eine erfolgreiche Symbiose. Es muß also vorerst ein rein mechanisches Gleichgewicht hergestellt werden. Erst wenn dieses rein bauliche Gleichgewicht besteht, kann aus der Symbiose ein erfolgreiches Zusammenleben zustande kommen. Das anatomische Gleichgewicht erst erlaubt das physiologische Zusammenwirken von Alge und Pilz. Bei höheren Pflanzen sind die grünen Zellen mit den nichtgrünen Zellen baulich eng verbunden infolge der gemeinschaftlichen Entwicklung aus einer Zelle. Bei einer Flechte sind baulich grüne Algenzellen mit nichtgrünen Pilzzellen durch gegenseitigen Parasitismus ebenso eng miteinander verbunden. Die Flechtensymbiose muß daher in erster Linie vom rein anatomischen Standpunkte aus als ein gegenseitiger Parasitismus angesehen werden. Bei *Solorina crocea* steht

der Flechtenpilz baulich im Verhältnis des Parasitismus zu zwei Algenarten und jede Alge steht im selben Verhältnis zu Pilz und anderer Alge. Es besteht also ein dreifacher Parasitismus. Biologisch betrachtet hat sich aus diesem dreifachen Parasitismus ein Lebewesen hochentwickelter Art herausgebildet, das eine festgelegte morphologische Entwicklung aufzuweisen hat.

Das physiologische Verhältnis der drei Symbionten zueinander will ich hier nicht des Näheren besprechen. Ein kurzes Wort möchte ich aber über die blaugrünen Algen hinzufügen. Nach Cengia-Sambo sollen in den äußeren Wandungen jeder Cyanophyceenzelle der Flechten stets Zellen von *Azotobacter* vorkommen (1923, S. 15 und 1931, S. 6). Dadurch findet, wenn Cyanophyceen die Gonidien einer Flechte bilden, eine Bindung von atmosphärischem Stickstoff statt. Mameli-Calvino erhebt jedoch hiergegen Einspruch (1925, S. 16). Ich muß gestehen, daß ich nur ganz selten überhaupt in Verbindung mit Cyanophyceenzellen bei *Solorina crocea* Bakterien gefunden habe. Infolge der angenommenen Gegenwart von *Azotobacter*zellen in Verbindung mit jeder *Nostoc*zelle, bezeichnet Cengia-Sambo eine Flechte, die blaugrüne Gonidien hat, als einen Fall der Trisymbiose. *Solorina crocea* würde also nach ihr als ein Fall der Tetrasymbiose angesehen werden. Jones hat auch das stete Vorkommen von Bakterien in den Cyanophyceenzellwandungen beschrieben (1930, S. 739). Die Bakterien sollen bekannten Stickstoffbindern angehören. Sie stellt auch fest, daß die untersuchten Cyanophyceen imstande waren, meßbare Mengen von Stickstoff der Luft zu entnehmen.

Schon früher hatte Oes beschrieben, wie das Wasserfarn *Azolla* an Stickstoffgehalt zunehmen konnte, auch wenn ihm jede Zufuhr von irgendwie gebundenem Stickstoff unmöglich gemacht worden war (1913, S. 163). Verschiedenes sprach nach ihm dafür, daß die in *Azolla* endophytisch lebende *Anabaena* die Assimilation des elementaren Stickstoffes vermittelte. Wir dürfen also annehmen, daß der Flechtenpilz und die grünen Algengonidien bei *Solorina crocea* durch ihren Parasitismus den blaugrünen Algen eine meßbare Zufuhr von Stickstoffverbindungen verdanken. Jedenfalls entnimmt jede Art, ob Alge oder Pilz, den anderen Arten das, was sie zu ihrem Wohlbefinden bedarf. Der ganze äußerliche Aufbau der Flechte steht unter dem Gesamteinfluß der zwei Algenarten, deren Haupterfordernisse in bezug auf Licht, Wasserzufuhr und Wasserspeicherung gesättigt werden müssen. Die grünen und blaugrünen Algen müssen die Tätigkeit des Pilzes beeinflussen, damit letzterer für sie sorgt. Diese gegenseitige Be-

einflussung ist nur möglich, wenn die drei (oder vier) Symbionten durch allseitigen Parasitismus chemisch und mechanisch fest miteinander verbunden sind. Dieses enge und feste Verhältnis kann man vergleichen mit dem, was bei der Pfropfbastardierung zur Bildung der Chimären führt. Auch hier bleiben die einzelnen Symbionten trotz ihrer intimen Verbindung artlich getrennt.

Ich möchte hier noch kurz auf Arbeiten von Goebel, Moreau, Hue und Kaule zurückgreifen. In seinen Bemerkungen über *Peltigera aphthosa* hatte Goebel in einer höchst interessanten Arbeit das Verhältnis von *Cephalodium* zu *Peltigerahauptthallus* als das einer Haustorialgalle bezeichnet (1926, S. 80). Der *Peltigerapilz* stellt sich mit der Bildung des *Cephalodiums* anders ein und greift dann den eigenen *Peltigeramutterthallus* an (1928, S. 207). In dieser Auslegung stimmt Kaule mit Goebel überein (1931, S. 7). Ich habe schon früher gegen diese Deutung Einspruch erhoben (1932, S. 181). Es gibt nur einen *Peltigerapilz*, der eben mit zwei Algen verschiedener Art vergesellschaftet ist. Die *Cephalodien* bilden einen integralen Teil der Flechte *Peltigera aphthosa*. Dasselbe ist bei *Solorina crocea* der Fall. Kaule beschreibt den Aufbau dieser Flechte richtig, aber er scheint mir wieder den Pilz-Nostoc-Komplex zu sehr von der ganzen Flechte abzutrennen. Die *Nostocnester* sind für ihn als *Cephalodien* fast mehr als Eindringlinge zu betrachten. Die Pilzfäden, welche mit den blaugrünen Algen in Verbindung stehen, werden daher von ihm als *Cephalodienhyphen* bezeichnet, die in dem Pilzgewebe der *Solorina crocea* wuchern und auch tatsächlich die *Coccomyxazellen* beiseite schieben sollen. Anatomisch habe ich aber derartiges nicht beobachten können. Die *Nostoczellen* liegen im ausgewachsenen *Metathallus* frei im Marke. Sie bilden dann, wie gesagt, eben eine zweite *Gonidien*-schicht, was auch ihr Ursprung sein mag. In dem ausgewachsenen *Thallus* gibt es nur einen Komplex, den Pilz-Nostoc-Coccomyxa-Komplex. Die Flechte *Solorina crocea* stellt eben das Resultat der Tätigkeit dieses Komplexes dar. Die Individualität dieser drei Arten ist in dem Komplex aufgegangen. Ich glaube auch, daß die Moreaus in ihrer bezüglichen Besprechung den Pilz-Nostoc-Komplex zu sehr von dem Pilz-Coccomyxa-Komplex trennen. Das kommt vielleicht daher, daß sie auf die Art und Weise der Entwicklung des *Nostocfadens* so großen Wert legen. Hue legt vielleicht als Systematiker größeren Wert auf die ausgebildete Flechte. In dieser Sache stimme ich aber mit ihm überein. Man muß die Flechte als Einheit ansehen. Daraus folgt, daß man in der ausgewachsenen Flechte *Solorina crocea* eben zwei

gleichberechtigte Gonidienschichten unterscheiden muß. Es muß schließlich nicht übersehen werden, daß in unserer Flechte die blaugrünen Algenschichten in ihrer seitlichen Ausdehnung mehr als die Hälfte des Thallus einnehmen. Sie spielen also eine größere Rolle im Haushalte dieser Flechte als die Cephalodien bei *Peltigera aphthosa*.

Literaturverzeichnis.

- Babikof, M., Du développement des Céphalodies sur le thallus du lichen *Peltigera aphthosa* Hoffm. — Mém. Biol., 10, p. 139—155, tirés du Bull. de l'Acad. Imp. d. Sc. de St. Petersbourg, T. 24, p. 548—558, c. Tab. — 1878—1880.
- de Bary, A., Die Erscheinung der Symbiose. — Straßburg, 1879.
- Cengia-Sembo, Polisimbiosi nei Licheni a cianoficee e significato biologico de cefalodi. — Atti della Soc. Ital. d. Sci. Nat., 62. — 1923.
- Biologie des Lichens. Les substances carbohydrates dans les lichens et la fonction de fixation de l'azote des céphalodes. — Boll. della Sez. Ital. della Soc. Internat. d. Microbiologia. — Fasc. II, Nov. 1931.
- Chodat, R., Monographies d'Algues en culture pure. — 1913.
- Darbishire, O. V., The structure of *Peltigera* with especial reference to *P. praetextata*. — Annals of Botany, 40, p. 727—758, Tab. 28—31. — 1926.
- Über das Wachstum der Cephalodien von *Peltigera aphthosa* L. — Ber. d. D. Bot. Ges., 45, p. 221—228, Taf. III. — 1927.
- Weiteres über die Cephalodien von *Peltigera aphthosa* L. — Ebenda, 50, p. 178—184, Taf. VII. — 1932.
- Forssell, K. B. J., Studier öfver Cephalodierna. Bidrag till Kännedom om Laffarnes Anatomi och Utvecklingshistoria. — Bih. till Svenska Vet.-Akad. Handl., 8, p. 1—113, Tab. 1—2. — 1883.
- Geitler, L., Cyanophyceae. — Aus Pascher, A., Die Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. — Heft 12. — 1925.
- Goebel, K. von, Ein Beitrag zur Biologie der Flechten. — Ann. d. Jard. Bot. d. Buitenzorg, 36, p. 1—83, Tab. 1—4. — 1926.
- Rückblick. — Ebenda, 39, p. 203—232, Tab. 22. — 1928.
- Harder, R., Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Cyanophyceen, hauptsächlich dem endophytischen *Nostoc punctiforme*. — Zeitschrift f. Bot., 9, p. 145—242. — 1917.
- Hue, A. M., Sur la variation des gonidies dans le genre *Solorina* Ach. — Compt. Rend. des Séances de l'Acad. d. Sc., Paris, 151, p. 332. — 1910.
- Monographiam generis *Solorinae* Ach. morphologica et anatomica addita de genere *Psoromaria* Nyl. appendice candidit. — Cherbourg, 1911.
- Jones, J., An Investigation into the Bacterial Associations of Some Cyanophyceae, with Especial Reference to their Nitrogen Supply. — Annals of Botany, 44, p. 721—740. — 1930.
- Kaule, A., Die Cephalodien der Flechten. — Flora, 126, p. 1—44, 16 Fig. — 1931.
- Mameli-Calvino, E., Commenti ad alcuni recenti lavori sulla biochimica dei Licheni. — Bull. della Soc. Bot. Ital., p. 10—17. — 1925.

- Migula, W., Flechten. — Kryptogamenflora von Deutschland, Deutsch-Österreich und der Schweiz. — Band IV, Teil I. — Berlin, 1929.
- Moreau, F. et Mme., Les différentes formes de la Symbiose lichénique chez le *Solorina saccata* Ach. et le *Solorina crocea* Ach. — Rev. Gén. d. Bot., 33, p. 81—87, Tab. I. — 1921.
- Moreau, F., Les Lichens. — Paris 1928.
- Oes, A., Über die Assimilation des freien Stickstoffs durch *Azolla*. — Zeitschrift f. Bot., 5, p. 145—163, Fig. 1. — 1913.
- Schwendener, S., Untersuchungen über den Flechtenthallus, II, Laub- und Gallertflechten. — Naegeli, C., Beitr. z. Wiss. Bot., III, p. 127—198, Taf. 8—11. — 1863.
- Vouk, V., Grundriß zu einer physiologischen Auffassung der Symbiose. — Planta, II, p. 661—668. — 1926.

Erklärung von Tafel I.

Solorina crocea Ach.

Fig. 1. Angefeuchtete Thallusoberfläche bei auffallendem Lichte betrachtet. Man sieht das helle Rindennetz mit den dunkeln Maschen, welche die Spitzen der Pyramiden der grünen Gonidienschicht darstellen. — Vergr. 25.

Fig. 2. Dieselbe Thallusoberfläche bei durchfallendem Lichte betrachtet. Man sieht das dunkle Netz der grünen Gonidienschicht mit den helleren Maschen, welche die Rindenkeile darstellen. Unter den größeren Maschen, also im Marke, liegen die schraffiert gehaltenen blaugrünen Nostocgruppen. — Vergr. 25.

Fig. 3. Senkrechter Längsschnitt des Metathallus: Rinde, grüne Gonidienschicht, blaugüne Gonidienschicht (ganz schwarz), loses Mark, festes Mark, Hypothallus. — Vergr. 25.

Fig. 4. Fortsetzung der letzten Figur. Besonders hervorheben möchte ich die zentrifugal auswachsenden Nostocfäden und Zellen in dem Nostocneste am Rande. — Vergr. 25.

Fig. 5. Senkrechter Längsschnitt im Metathallus: Rinde, grüne (schwarz gehaltene) und blaugüne (punktierte) Gonidienschicht, loses und festes Mark. — Vergr. 250.

Fig. 6. Blaugüne Gonidiengruppe aus dem Metathallus. — Vergr. 600.

Fig. 7. Senkrechter Längsschnitt in der Nähe des Randes am Ende einer zentrifugal sich ausdehnenden Nostocgruppe mit langausgestreckten Nostoczellen und dadurch vorwärts verschobenen Markhyphen. — Vergr. 250.

Fig. 8. Langgestreckte Nostoczellen aus Fig. 7. — Vergr. 600.

Fig. 9. Gestreckte Nostoczellen aus Fig. 7. — Vergr. 600.

Fig. 10. Gestreckte Nostoczellen aus Fig. 7. — Vergr. 600.

Über ungewöhnliche Abwandlungen des *Ficus-Rezeptakulums*.

Von L. Diels.

Mit 1 Abbildung im Text und Tafel II.

Im Jahre 1891 beschrieb O. Warburg in seinen Beiträgen zur Kenntnis der papuanischen Flora (Botan. Jahrb. XIII, 296 [1891]) als neues Genus der Moraceen die Gattung *Dammaropsis* Warb., die er auf Neuguinea entdeckt hatte. Mit Recht rühmt er sie als eine „außerordentlich interessante Pflanze“. Denn sie stellt eine Entwicklung des *Ficus*-Typus dar, die bis dahin in keinem anderen Gebiete der Tropen, wo *Ficus*-Arten vorkommen, beobachtet worden war.

Seither ist über *Dammaropsis* — von der anatomischen Kennzeichnung durch O. Renner (Botan. Jahrb. XXXIX, 406 [1907]) abgesehen — meines Wissens nichts Neues veröffentlicht worden. Es mag daher eine Besprechung der Pflanze angebracht sein, die auf dem inzwischen in die Sammlungen hinzugekommenen Material beruht; Warburgs erste Beschreibung wird dadurch nicht nur erweitert, sondern auch die Stellung der Pflanze klarer beleuchtet.

Das Kennzeichen von *Dammaropsis* ist die Gestaltung der Infloreszenz-Achse. Bei den meisten *Ficus* stellt sie bekanntlich eine auf der Innenfläche mit den Blüten besetzte Hohlform dar, die an der Außenfläche seitlich keine Phyllome zu tragen pflegt und erst in der Scheitel-Region zahlreiche ein- und abwärts gerichtete Brakteen hat, die die Öffnung der „Feige“ verengen.

Bei *Dammaropsis* weicht die Achse in zweifacher Richtung ab. Einmal treten sowohl auf der Außen- wie der Innenseite Zonen stärkeren Wachstums auf, die kammartige Vorsprünge und Leisten bilden (vgl. Taf. II B). Von diesen Auswüchsen erwähnt Warburg in seiner Beschreibung noch nichts. Systematisch sind sie nicht hoch zu bewerten, weil sie bei mehreren *Ficus*-Arten angedeutet sind, ohne sich allerdings so stark auszuprägen.

Zum zweiten werden bei *Dammaropsis* auf der ganzen Außenseite der Achse in spiraliger Folge Hochblätter entwickelt, die die Form von gerundet-dreieckigen Schuppen haben. Sie decken sich etwa wie die Blätter der Kompositenhülle und erinnern an Warburg an die Zapfenschuppen von *Dammara* (Taf. II A, B).

Die äußeren (größeren) dieser Hochblätter stehen an ihrer herzförmigen Basis mit runder Insertionsfläche an der Achse, ihre härtere Spitze ist oft etwas einwärts gekrümmt. Im Inneren bestehen die Hochblätter aus einem sehr lakunösen Gewebe von dünnwandigen Zellen, die in die Breite gestreckt sind und oft die Milchsaftschläuche begleiten; einzelne dieser Zellen sind mit (in totem Zustand) braunem Inhalt gefüllt. Die äußeren Schichten der Hochblätter bestehen aus viel kleineren, \pm viereckigen, dickwandigen Zellen, die z. T. Kristalldrüsen einschließen; in dem harten Spitzenteil bleiben auf beiden Seiten diese stärkerwandigen Schichten erhalten, während das innere Gewebe sich auf etwa fünf Schichten verdünnt, die zumeist braunen Inhalt führen. Von den Blüten der *Dammaropsis* sind die ♂ bis jetzt noch nicht nachgewiesen. Wir kennen nur ♀ Blüten, und zwar sowohl normale wie vergallte. Der Gestalt nach (vgl. Fig. 1 A—E) sind sie ebenso verschieden wie bei *Ficus*; je nach ihrer Lage sind sie sitzend oder mit kurzem Stipes versehen, oft werden sie durch den gegenseitigen Druck etwas kantig. Das Perianth läßt nicht die einzelnen Tepala erkennen, sondern bildet eine blasige Hülle von dunkelbrauner Färbung, die dem Ovarium rings anliegt und am Scheitel kurz halsartig sich zusammenzieht (Fig. 1 A—E). Warburg nennt dieses Perianth „merkwürdig“ und hat es offenbar als generisches Merkmal für *Dammaropsis* betrachtet. Diese Auffassung läßt sich jedoch nicht halten, denn bei vielen *Ficus* kommt dieselbe Perianth-Bildung vor. Der Griffel ragt aus dieser Hülle weit hervor;

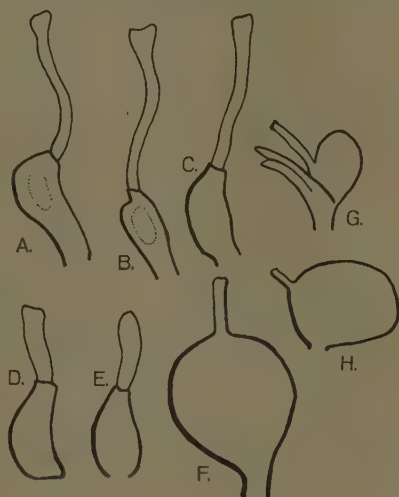


Fig. 1. A—F *Ficus Dammaropsis* Diels: A—C normale, D, E reduzierte ♀ Blüte; F Frucht. — H, G *Ficus stoechotricha* Diels: rückgebildete ♀ Blüten verschiedenen Stadiums. Vergr. 11.

versehen, oft werden sie durch den gegenseitigen Druck etwas kantig. Das Perianth läßt nicht die einzelnen Tepala erkennen, sondern bildet eine blasige Hülle von dunkelbrauner Färbung, die dem Ovarium rings anliegt und am Scheitel kurz halsartig sich zusammenzieht (Fig. 1 A—E). Warburg nennt dieses Perianth „merkwürdig“ und hat es offenbar als generisches Merkmal für *Dammaropsis* betrachtet. Diese Auffassung läßt sich jedoch nicht halten, denn bei vielen *Ficus* kommt dieselbe Perianth-Bildung vor. Der Griffel ragt aus dieser Hülle weit hervor;

die Narbe sehe ich nicht, wie sie der Autor beschreibt, „longe caudatum“, sondern schwach trichterig erweitert (Fig. 1 A—C), so wie sie bei vielen *Ficus* gestaltet ist. Die reifen Früchte, die Warburg noch nicht gekannt hat, stimmen ganz mit denen von *Ficus* überein (Fig. 1 F).

Als greifbares Unterscheidungsmerkmal zwischen *Dammaropsis* und *Ficus* scheint also nur noch die Entwicklung der Hochblätter am Rezeptakulum übrig zu bleiben.

Zunächst ist man geneigt, diesem Verhalten tatsächlich eine wesentliche systematische Bedeutung zuzuschreiben, da es bei *Ficus* einen erheblichen Grad von Konstanz beweist.

In der Tat sind die meisten Arten der Gattung *Ficus* durch ein bestimmtes Verhältnis der Hochblätter (Brakteen) zu der modifizierten Infloreszenzachse, der Rezeptakular-Wandung, gekennzeichnet. An dem Stiele stehen einige gewöhnlich unscheinbare Phyllome, bei manchen Arten zerstreut, häufiger an der Basis des Rezeptakulums zu Dritt in einem Quirl vereint. Auf der Fläche des Rezeptakulums dagegen fehlen solche Hochblätter meistens. Erst am Scheitel treten sie von neuem auf, meist bekanntlich in größerer Anzahl, um zunächst abwärtsgerichtet den Ausgang der Rezeptakulums-Höhlung zu umschließen. In sämtlichen Gruppen der Gattung und in allen vier Kontinenten ihres Vorkommens ist diese Anordnung die Regel. Sie ist so allgemein gültig, daß die zusammenfassenden Darstellungen der Gattung, soweit sie mir bekannt sind, auf Ausnahmen und Abweichungen garnicht eingehen.

In Wahrheit aber gibt es mehrfach solche Ausnahmen, wie schon aus Diagnosen und Abbildungen der Literatur zu entnehmen wäre. An getrennten Stellen innerhalb der Gattung beobachtet man, daß die Hochblätter auch auf die Fläche des Rezeptakulums übergreifen und schuppenartig an seiner Außenwandung erscheinen.

Dieses Verhalten findet sich einmal bei dem in Neuguinea verbreiteten Formenkreis der *Ficus arbuscula* Lauterb. et Schum.; hier sind die relativ großen kugeligen Rezeptakula auf der Außenfläche — meist oberhalb der Mitte — mit dicht anliegenden Brakteen versehen, die in einer sehr flachen Spirale angeordnet sind und nur einen ganz schmalen Endsaum frei hervortreten lassen. In derselben Untergattung *Sycidium* findet man bei *Ficus Riedelii* Miq. an den Seiten des Rezeptakulums lanzettlich-pfriemliche, also relativ schmale Hochblätter.

Ähnliche Fälle bieten sich dann mehrfach in der Untergattung *Covellia*. Bei dem indischen *Ficus cunia* Ham. gibt King von Rezeptakulum an „often with irregular bracts on their sides“. Das-

selbe läßt sich sagen von einigen anderen indischen bzw. westmalesischen Spezies derselben Gruppe, wie *Ficus hispida* L. f., der bekannten *F. geocarpa* Teysm., *F. saemocarpa* Miq., *F. Beccarii* King und *F. lepicarpa* Bc., die ja nach diesem Verhalten benannt worden ist. Aber bei allen diesen Arten gelangen diese diffusen Hochblätter dimensional nur zu geringer Entfaltung und sind für das äußere Bild des Rezeptakulums wenig von Belang.

Viel stärker prägt sich ihre Entwicklung aus bei einer sehr auffallenden Art, die in Ledermanns reicher Sammlung vom Sepik in Neuguinea enthalten ist und von mir als *Ficus eustephana* bezeichnet wurde. Auch diese Pflanze gehört zur Untergattung *Sycidium* und ist nahe verwandt mit *Ficus subconcolor* aus derselben Gegend Neuguineas; sie besitzt die für so viele *Sycidium* bezeichnende rauhe Behaarung der Blätter, die am Rande eine schwache Zähnelung aufweisen. Ihre Rezeptakula werden von Stielen getragen, die mit relativ ansehnlichen Brakteen versehen sind. Diese Brakteen setzen sich dann auch am Rezeptakulum selber fort (Taf. II C, D) und umgeben es in spiraliger Folge mit einem Kranz von Hüllblättern, die ihm ein ungewöhnliches Aussehen verleihen: es wiederholt den Typus der *Dammaropsis* in kleinerem Maßstab. Eine nahe Verwandtschaft zwischen beiden Pflanzen aber besteht weder in den vegetativen Organen noch in den Blüten, denn die Tapala der ♀ Blüten sind getrennt von einander. Habituell dagegen zeigt sich eine bemerkenswerte Ähnlichkeit in dem niedrigen Wuchse: *Ficus eustephana* wird vom Sammler als 1 m hoher sperriger Strauch bezeichnet. Er fand sich in derselben Formation, in der Ledermann auch *Dammaropsis* antraf, im moosreichen Bergwald Neuguineas bei 2070 m ü. M.

Zum dritten läßt sich eine freilich unbedeutendere Entwicklung der Brakteen am Rezeptakulum bei einer großlaubigen Art Neuguineas beobachten, die gleichfalls von Ledermann gesammelt worden ist (*Ficus megalophylla*). Das Rezeptakulum trägt am Grunde und an den Seiten einige hellgrüne Hochblätter von dreieckiger Form, die am Scheitel sich häufen. Leider ist das vorliegende Material spärlich und gestattet kein Urteil über das voll erwachsene Rezeptakulum. Auch diese Art ist ein kleiner 6—8 m hoher Baum des dichten Bergwaldes. In ihren mit halbmeterlangen Blättern schopfig belaubten Ästen gleicht sie bereits der *Dammaropsis*. Sichergestellt aber wird die Verwandtschaft beider Arten durch die Übereinstimmung in der Form der ganzrandigen, an der Basis herzförmigen Blattspreite, in ihrer Aderung und anatomischen Beschaffenheit. Beide haben oberseits ein

1—2schichtiges Hypoderm und besitzen unterseits zahlreiche Drüsen und viele breite Lithocysten mit sehr kleinem Außenspitzchen. Durch die Auffindung dieser *Ficus megalophylla* ist die auffällige *Damaropsis* Warburg nicht nur in ihrer Zugehörigkeit zu *Ficus* bestätigt, sondern auch innerhalb der Gattung vollkommen klar zum Anschluß gebracht. Es ist offenbar, daß sie nicht mehr als besonderes Genus angesehen werden kann, sondern in die große Gattung *Ficus* unter dem Namen *Ficus Damaropsis* aufgenommen werden muß.

Die diffusen Hochblätter der *Ficus*-Rezeptakula scheinen in den meisten der besprochenen Fälle keine funktionelle Bedeutung zu besitzen. Wenn sie innerhalb der großen Gattung meist ganz verschwunden sind, und dort, wo sie sich noch nachweisen lassen, stark schwanken in dem Grade ihrer Entfaltung, so spricht beides dafür, daß sie sich phyletisch gesehen in Regression befinden. Man kann sich vorstellen, daß ihre Bedeutung größer war in einem Stadium der auf *Ficus* hinstrebenden Entwicklung, in dem die Achse noch weniger stark wuchs und die Blütenanlagen deshalb exponierter lagen, in einem Stadium der Aggregation also, das mehr dem Kompositen-Typus entsprach.

In dieser Hinsicht gewinnen einige Fälle von anormaler Rezeptakular-Gestalt Interesse, über die zum Schluß berichtet sei.

Gewisse *Ficus*-Individuen aus Neuguinea, die durch neuere Sammlungen bekannt geworden sind, zeigen nämlich eine Ausbildung des Rezeptakulums, wie sie bisher noch nicht beschrieben zu sein scheint. Die beobachteten Beispiele finden sich alle in der UnterGattung *Eusyce*. Von *Ficus laurentina* und verwandten Arten haben Branderhorst (n. 374) und später Pulle (n. 192) Exemplare gesammelt, bei der die Rezeptakula eine bis 2,5 cm im Durchmesser haltende, etwa kreisrunde, oft schwach vertiefte offene Scheibe darstellen, deren Mittelteil von einer kleinen Gruppe gedrängter ♀ Blüten eingenommen ist, während die Ränder völlig frei von Blüten sind.

Eine ganz ähnliche Erscheinung bietet sich bei *Ficus stoechotricha*. Aber an den Exemplaren, die als ‚Typus‘ der Art zugrunde liegen, zeigen sich neben den flachscheibigen Gebilden Rezeptakula jüngeren Alters, die eine normale Gestalt aufweisen (Taf. II E). Der Zusammenhang der offenliegenden Form mit den normal geschlossenen liegt damit zutage. Das veränderte ältere Rezeptakulum stellt ganz ähnlich wie bei *F. laurentina* eine 2—2,5 cm breite, etwas vertiefte Scheibe mit schwach buchtigem Rande dar (Taf. II F). Das etwa 5 bis 6 mm fassende, runde Mittelfeld ist mit Haaren, kleinen Blättchen und \pm reduzierten Ovarien dicht besetzt. Die zurückgebliebenen Ovarien

sind teils ganz kurzgrifflig, teils haben sie einen längeren Griffel (Fig. 1 *H, G*). Alle diese Blüten liegen also frei exponiert auf der Scheibe, stets wie bei *Dorstenia*.

Man möchte in diesem Falle und für die entsprechende Erscheinung bei *Ficus laurentina* annehmen, daß es sich um eine Gallenbildung handelt. Aber gesichert ist diese Auffassung nicht, es fehlt an entsprechenden Beobachtungen.

Das Klaffen des Rezeptakulums, wie es bei diesen Arten vorkommt, erinnert an das für die neukaledonische Moracee *Sparattosyce* normale Verhalten. Im übrigen aber bestehen in der Anordnung und der Struktur der Blüten keine Ähnlichkeiten.

Sonst ist ein entsprechendes Klaffen des Rezeptakulums, wie es scheint, bei *Ficus* noch nicht beobachtet worden. Zwar kennt die teratologische Literatur bei *Ficus carica* freiliegende Blüten (vgl. Penzig III, 218), aber das Rezeptakulum bleibt dabei gewölbt und ist inwendig mit Gewebe ausgefüllt. Häufig kommen diese „Mißbildungen“ übrigens anscheinend nicht vor.

Erklärung von Tafel II.

A, B Ficus Dammaropsis Diels: *A* Außenansicht, *B* Längsschnitt des ♀ Rezeptakulums. — *C, D Ficus eustephana* Diels: Rezeptakula mit Stiel. — *E, F Ficus stoechotricha* Diels: Jüngerer Rezeptakulum, geschlossen, *F* scheibenartig ausgebreitetes Rezeptakulum; im Mittelfelde rückgebildete ♀ Blüten. (Natürl. Größe.)

Notizen über Evaporation und Transpiration in der algerischen Wüste bei Beni Unif.

Von Richard Harder unter Mitarbeit von P. Filzer und A. Lorenz.

Mit 2 Abbildungen im Text.

Bei einem Aufenthalt in der algerischen Oase Beni Unif am Nordrand der Sahara vom August bis Oktober 1929 machten wir einige Beobachtungen über die Evaporation und über die Transpiration einiger Wüstenpflanzen. Allerdings war unsere Zeit fast gänzlich von anderen Untersuchungen ausgefüllt (Harder, 1930, I u. II, Harder, Filzer & Lorenz, 1931), so daß wir nur einige Gelegenheitswerte feststellen konnten.

A. Evaporation.

Die Kenntnis der sommerlichen Evaporation in der Wüste ist nicht ganz ohne Interesse, weil bei uns in Deutschland an exponierten Xerophytenstandorten neuerdings mikroklimatische Werte gefunden worden sind, die man wegen ihrer Ausmaße „wüstenhaft“ nennen möchte (Schanderl, 1930, Volk, 1931, Heilig, 1931). Das gilt besonders hinsichtlich der Temperatur der Luft und vor allem des Bodens, weiter auch bezüglich der Saugkräfte der oberflächlichen Bodenschichten und schließlich auch für die Evaporation. Vergleicht man die Evaporationswerte, die Schanderl (1930) im Wellenkalk bei Würzburg fand, mit denen, die Stocker (1928) in der ägyptischen Wüste ermittelte, so sieht man, daß die Höchstwerte bei Schanderl sogar größer sind als die bei Stocker. Aber Schanderl arbeitete im Hochsommer, Stocker dagegen im Frühling, so daß ein richtiger Vergleich zwischen den Zahlen nicht möglich ist. Abgesehen von diesem Inbezugsetzen der Evaporation in der Wüste zu derjenigen an extremen einheimischen Standorten ist es natürlich überhaupt nützlich, genaue Daten über die meteorologischen Verhältnisse zu sammeln, unter denen die sommergrüne Vegetation der Wüsten ihr Dasein zu verbringen gezwungen ist. So mögen die nachstehend mitgeteilten Evaporationszahlen dazu beitragen, das Bild von den Außenfaktoren in der sommerlichen Wüste abzurunden.

Die höchsten Evaporationswerte, die überhaupt in Beni Unif möglich sind, haben wir bestimmt nicht erfaßt, da die Temperatur während der Versuche nur bis nahe an 40° C stieg und damit um mindestens 6° niedriger lag, als die jährlich dort auftretende Höchsttemperatur.

Die Messungen wurden mit dem Picheschen Evaporimeter gemacht, und zwar mit runden, grünen Fließpapierscheiben (Schleicher & Schülls Fließpapier Nr. 132) von 5 cm Durchmesser, während die Mehrzahl der Autoren, die mit diesem Instrument arbeiteten, Scheiben von 3 cm Durchmesser benutzten. Wir gaben den größeren Scheiben den Vorzug, weil uns daran lag, in möglichst kurzer Zeit relativ große Ausschläge zu bekommen. Eine Vergleichsserie mit 3 cm-Scheiben ergab, daß unter den während unserer Versuche herrschenden Verhältnissen die 5 cm-Scheiben im Mittel 2,55 mal mehr verdunsten als solche von 3 cm Durchmesser. Um unsere Zahlen mit denen von Walter (1928), Schanderl (1930), Volk (1931) und Heilig (1931) direkt vergleichen zu können, haben wir unsere Werte entsprechend umgerechnet¹⁾; wo nachstehend keine besonderen Angaben gemacht sind, handelt es sich stets um solche umgerechneten Werte. Die Apparate wurden frei im Gelände in voller Sonne in 80 cm Höhe über dem Boden aufgehängt und in Abständen von meistens 30 Minuten abgelesen.

Höchstwerte der Evaporation.

Wie es kaum anders zu erwarten ist, liegen die höchsten Evaporationswerte in Beni Unif infolge der sehr intensiven Insolation weit über den bisher in Deutschland ermittelten Extremzahlen. Das absolute Maximum betrug 4,16 cm pro Stunde, der Wert von 3 cm wurde oft überschritten (Tab. 1). In Deutschland dagegen erreichen die in der Literatur niedergelegten Höchstwerte auch an exponierten Standorten meistens noch nicht einmal 2 cm, nur selten steigen sie darüber hinaus (Heilig am Kaiserstuhl 2,67 cm, Schanderl bei Würzburg 2,6 cm). Besonders weit bleibt die Evaporation in Deutschland an den nicht besonders exponierten Standorten zurück, und zwar auch an extrem heißen Tagen. So gab eine Messung in Göttingen auf einem vegetationslosen Versuchsfeld im botanischen Garten am 21. 8. 1932, der nach Zeitungsmeldungen für Göttingen „der heißeste Tag seit 100 Jahren“ war und die für Göttingen sehr hohe Temperatur

1) Der Faktor ist nicht für alle Windgeschwindigkeiten gleich groß, so daß durch die Umrechnung die bei schwachem Wind gewonnenen Werte etwas zu niedrig, die bei starkem Wind erhaltenen etwas zu hoch werden.

Tabelle 1.

Höchstwerte der Evaporation in voller Sonne in Beni Unif
August—September 1929.

Datum	Ort	Zeit	Temperatur ° C	Relative Luftfeuchtigkeit %	Wind- geschwindigkeit m/sek.	Evaporation in 60', um- gerechnet auf 3 cm-Scheibe ccm
13. 8.	Hof	12 ⁰⁰ —14 ³⁰	34,2	15	1,58	1,98
20. 8.	Wed	10 ⁰⁰ —10 ⁵⁵	35,5	14	1,02	2,07
21. 8.	Garten	10 ⁵¹ —11 ¹⁸	35,0	16	1,30	2,45
23. 8.	Wed	14 ²⁶ —15 ¹¹	35,8	14	1,68	1,88
29. 8.	Wed	12 ⁴⁷ —13 ⁴⁷	36,8	10	4,28	2,89
31. 8.	Garet-Gipfel	13 ⁴⁵ —14 ¹⁹	36,6	8	?	4,16
1. 9.	Garet-Gipfel	12 ⁴⁰ —13 ⁴⁰	36,7	9	6,13	3,50
2. 9.	Garet-Gipfel	12 ³⁵ —13 ¹⁰	38,3	6	2,07	3,43
3. 9.	Garet-Gipfel	13 ²⁵ —15 ¹⁰	etwa 37	6	7,60	3,76
7. 9.	Hof	14 ⁰⁰ —15 ⁰⁰	?	24	1,92	3,06
7. 9.	Garet-Gipfel	14 ⁰⁰ —15 ⁰⁰	37,2	23	11,7	4,00
16. 9.	Garet, halbe Höhe . .	14 ⁰⁰ —15 ⁰⁰	34,4	20	schwach	1,69
19. 9.	Garet, halbe Höhe . .	15 ⁰⁰ —16 ⁰⁰	29,2	10	stark	2,47
27. 9.	Hof	9 ²⁹ —11 ⁰²	24,0	37	1,42	1,18
28. 9.	Hof	11 ⁴⁴ —12 ⁴⁰	etwa 23	?	schwach	1,29

von 36° C bei nur 23% relativer Luftfeuchtigkeit hatte, nur eine maximale Evaporation von 1,18 ccm. Walter fand am 25. 8. 1926 in Heidelberg zwischen 12³⁰ und 13⁰⁰ sogar weniger als 0,5 ccm. Wenn auch kein Zweifel bestehen kann, daß in Deutschland die höchsten Evaporationswerte mit dem Picheschon Instrument noch nicht erfaßt sind, weil noch Beobachtungen an sehr heißen und gleichzeitig stürmischen Tagen fehlen (bei der Beobachtung in Göttingen war die Windgeschwindigkeit in 3,2 m Höhe, wo die Messung gemacht wurde, nur 1,14 m/sek.), so darf trotzdem als sicher gelten, daß die sommerlichen Maximalwerte der Wüste in Deutschland niemals auch nur annähernd erreicht werden, zumal ja auch für die Wüste noch Angaben über die Evaporation an den heißesten Tagen fehlen¹⁾.

1) Eine kleine Erhöhung der deutschen Werte ist auch noch denkbar, weil die Rekordhitze, die im August 1932 wochenlang in ganz Deutschland herrschte, nicht die Folge besonders intensiver Sonnenstrahlung war, sondern fast ausschließlich eine Folge dynamischer Erwärmung der in absteigender Bewegung befindlichen

Allerdings ist nicht an allen Sommertagen in der Wüste das Maximum der Evaporation größer als an extremen Tagen und Standorten in Deutschland. In Tabelle 1 sind eine ganze Anzahl von Daten enthalten, die hinter den deutschen Höchstwerten zurückbleiben. Bei der bekannten Abhängigkeit der Evaporationsgröße von der Luftbewegung ist das besonders an Tagen mit schwacher Luftbewegung oder an verhältnismäßig windgeschützten Orten der Fall. Tage ohne Sturm sind aber in der Wüste ziemlich selten, und der Windschutz ist auch sehr dürftig. Vegetation kommt als Windschutz überhaupt nicht in Betracht, und die Gestaltung der Erdoberfläche bietet wenigstens bei Beni Unif auch nur sehr wenig Windschutz. Immerhin ist in den breiten Tälern die Luftbewegung geringer als auf den Hügelplateaus, so daß sich dadurch doch gewisse Verschiedenheiten in der Evaporation ergeben. Das zeigen die Zahlen der Tabelle 2; sie beziehen sich auf Messungen in dem sehr weiten, nur von einer niedrigen Mauer umgebenen und daher wenig geschützten Hof unseres Gasthauses, das etwas weniger exponierte Trockenbett des Wed Melias und den Garet el Hamir, der sich 60—70 m über die Umgebung erhebt. Die Evaporation erfährt hier mit zunehmender Höhe eine starke Steigerung.

Tabelle 2.

Stundenwerte der Evaporation an vier verschiedenen Standorten am 7. Sept. 1929 (auf 3 cm-Scheibe berechnet).

Zeit		Hof	Wed	Garet	
				halbe Höhe	Gipfel
9—11	{Evaporation	1,62 ccm	1,52 ccm	1,88 ccm	2,44 ccm
	{Windgeschwindigkeit . .	0,78 m/sek.	0,75 m/sek.	1,53 m/sek.	2,47 m/sek.
11—12	{Evaporation	> 1,90 ccm	1,79 ccm	2,19 ccm	2,85 ccm
	{Windgeschwindigkeit . .	—	—	—	—
14—15	{Evaporation	3,06 ccm	—	—	4,00 ccm
	{Windgeschwindigkeit . .	3,58 m/sek.	—	—	11,7 m/sek.

Tagesdurchschnittswerte der Evaporation.

Noch mehr als in den Höchstwerten kommt die starke Wüsten-evaporation in den Durchschnittswerten aus den hauptsächlichsten Verdunstungsstunden zum Ausdruck. Darin ist sogar schon die Frühlings-wüste dem deutschen Sommer überlegen (s. Schanderl). Nach Volk (1931) liegt der mittlere stündliche Evaporationswert aus Beobachtungs-perioden von 10—18 Uhr vom April bis August im freien Dünen-gelände der oberrheinischen Tiefebene zwischen 0,77 und 1,34 ccm; in Beni Unif dagegen haben wir, wie Tabelle 3 zeigt, außer den beiden Werten vom 16. und 27. September keine einzige Zahl, die nicht höher wäre. Das Maximum 3,53 ccm (Garet el Hamir, 1. 9., 9⁵⁰—17⁴⁰) liegt sogar 163% über dem deutschen Höchstwert.

Höhenluft. Die Atmosphäre war dabei ziemlich stark durch Dunst getrübt, so daß die Strahlungsintensität der Sonne merklich vermindert war.

Tabelle 3.

Stundendurchschnittswerte der Hauptevaporationszeit des Tages.

Datum 1929	Ort	Zeit	Temperatur- mittel	Mittlere relative Luft- feuchtigkeit	Mittlere Wind- geschwindigkeit	Evaporation in 60' un- gerechnet auf 3 cm-Schicht	Wetter
			° C	%	m/sek.	ccm	
13. 8.	Hof	9 ⁴⁷ —17 ²⁵	34	16	?	1,86	Sonne frei
20. 8.	Wed	10 ²⁸ —14 ⁴⁷	37	12	1,37	1,98	ab 14 Uhr be- deckt
29. 8.	Wed	10 ⁵⁷ —18 ¹³	36	9	3,05	2,71	ab 16 Uhr wechselnd be- wölbt
31. 8.	Garet-Gipfel	14 ⁴³ —17 ³³	36	8	?	3,29	ab 17 Uhr meist bedeckt
1. 9.	Garet-Gipfel	9 ⁵⁰ —17 ⁴⁰	36	9	5,58	3,53	Sonne frei, dunstig, ab 16 Uhr wechselnd bewölkt
2. 9.	Garet-Gipfel	10 ³⁵ —16 ³⁰	37	7	5,08	3,15	Sonne frei
3. 9.	Garet-Gipfel	10 ²⁵ —17 ⁰⁰	37	?	5,95	3,50	ab 14 Uhr selten Wolken
7. 9.	Garet-Gipfel	10 ¹³ —16 ³²	35	25	stark	2,61	Sonne frei
7. 9.	Garet-Gipfel, anderer Standort	9 ⁴⁵ —15 ¹⁸	35	25	6,37	2,96	Sonne frei
7. 9.	Hof	10 ¹⁷ —15 ⁰²	?	?	1,35	2,40	Sonne frei
16. 9.	Garet, halbe Höhe	10 ⁰⁰ —17 ³⁰	33	25	stark	1,27	ab 14 Uhr wechselnd be- wölkt, 2 leichte Regengüsse
19. 9.	Garet, halbe Höhe	10 ⁰⁰ —17 ⁰⁰	30	22	?	1,86	Sonne frei, nachmittags dunstig
27. 9.	Hof	9 ²⁹ —17 ²⁵	23	50	?	0,88	10 Uhr kurze Bewölkung, ab 15 ⁰⁰ Schatten
27./28. 9.	Hof	17 ⁵⁰ —7 ¹⁰	16	80	?	0,42	klare Nacht

B. Transpiration.

Ein größeres Interesse als der Evaporation kommt naturgemäß der Transpiration der Pflanzen zu, zumal die bisher in Nordafrika darüber gemachten Beobachtungen (Stocker, 1928, Seybold, 1930, Killian, 1932) nur im Frühling ausgeführt wurden. Leider können auch wir keine sommerlichen Dürrewerte bringen. Denn im Gegensatz zu den Evaporationsmessungen, die sich leicht neben anderen

Untersuchungen mit durchführen lassen, erfordern die Transpirationsbestimmungen volle Aufmerksamkeit und können nicht nebenbei betrieben werden; wir konnten sie aus Zeitmangel erst in Angriff nehmen, als eine unvorhergesehene Schlechtwetterperiode hereingebrochen war, die vom 9.—13. September 19,9 mm Niederschlag brachte. Bei den wenige Tage später (15. September) stattfindenden Transpirationmessungen standen die Pflanzen daher leider nicht mehr unter den vorausgegangenen extremen Dürreverhältnissen. Es wurden deshalb nur ganz wenige orientierende Versuche ausgeführt, die naturgemäß nur angeben können, wie sich die Wüstenpflanzen nach einer derartigen Wasserzufuhr verhalten; über die Transpiration während der Dürre sagen sie dagegen nichts aus.

Die Transpiration wurde durch Wägung abgeschnittener Sprosse an einer Bungeschen Reisewaage (Stocker, 1929) gemessen. Nach Beendigung jedes Versuchs wurde eine Blaupause des Objektes gemacht und später die Oberfläche mit einem Planimeter bestimmt. Die Transpiration wurde dann auf die gesamte Außenfläche der Ober- und Unterseite bezogen.

Zunächst mußte festgestellt werden, wie sich die Transpiration nach dem Abschneiden verhält, worüber — im Gegensatz zu heute — 1929 noch wenig bekannt war. Es ergab sich dabei die inzwischen durch eine Reihe von Autoren bekannt gewordene Abnahme der Transpiration nach dem Abschneiden. Da bei *Zilla macroptera*, die hauptsächlich zu den Versuchen verwendet wurde, die Transpiration bei mehreren Versuchen während 11 Minuten nach dem Abschneiden konstant blieb, so haben wir daraus geschlossen, daß eine Beobachtung während der ersten 4—5 Minuten nach dem Abschneiden den wirklichen Transpirationswert der intakten Pflanze wiedergäbe. Es wurden deshalb die Versuche immer innerhalb dieser Zeit erledigt (Abschneiden und erstes Auswägen bei geschlossenem Waagekasten 1—2 Minuten, Exposition im Freien 3 Minuten, Schlußwägung im geschlossenen Kasten während der nächsten Sekunden). Ob wir damit schon das wirklich notwendige Minimum an Zeit erfaßt haben, darf man allerdings nach den neueren Ergebnissen anderer Autoren bezweifeln. Das Verhalten von *Zilla macroptera* kann man heute auch nicht mehr für die Richtigkeit unserer Zeitbegrenzung ins Feld führen. Denn nach Schratz (1931) sinkt die Transpiration nach dem Abschneiden um so rascher und stärker, je höher ihr Anfangswert ist. Nun war aber bei den Vorversuchen mit *Zilla* infolge trüben Wetters die Transpirationsgröße im Vergleich mit den weiter unten noch zu besprechenden Werten der Hauptversuche tatsächlich gering. Es ist also nicht ausgeschlossen, im Gegenteil sogar wahrscheinlich, daß die 4—5 Minuten, die bei unseren Versuchen bis zur Schlußwägung verstrichen, zu lang waren und die Transpirationszahlen daher zu niedrig sind. Wie sich zeigen wird, fällt ein solcher Mangel für unsere Schlußbetrachtungen aber nicht besonders stark ins Gewicht.

Wesentlicher wäre es, wenn die Methodik eine zu große Transpirationszahl bedingen würde. Bekanntlich haben Iwanoff (1928) und später auch Kamp (1930) solche Anstiege nach dem Abschneiden beobachtet. In den Versuchen in Beni Unif

ergaben sich aber keinerlei Hinweise darauf, daß ein solcher Fehler vorliegen könnte. Da die Zahl unserer diesbezüglichen Beobachtungen aber nur klein war, so hat auf meine Veranlassung Herr stud. H. Pfeleiderer im Frühjahr 1930 in Stuttgart eine Anzahl von Versuchen angestellt die speziell auf die Beobachtung dieses Anstieges gerichtet waren.

Als Ursache des Anstieges sieht Iwanoff bekanntlich die plötzliche Aufhebung der Zugspannung der Wasserfäden in den Holzgefäßen durch das Abschneiden an. Es ist daher anzunehmen, daß der Anstieg bei Pflanzen, die sehr gut mit Wasser versorgt sind, nur wenig in Erscheinung tritt, bei Pflanzen mit schlechter Wasserversorgung aber stark. Es wurden deshalb von Pfeleiderer kleine Topfpflanzen von Koniferen, Hartlaubarten und anderen geeignet erscheinenden holzigen Gewächsen teils sehr stark, teils ganz wenig oder garnicht gegossen. Nach Verlauf einiger Wochen wurde dann die Transpiration dieser Pflanzen bestimmt, und zwar zunächst vor, dann unmittelbar nach dem Durchschneiden des Sprosses. Unter insgesamt 57 Versuchen wurde bei 48 die Intensität der Transpiration durch das Abschneiden nicht verändert. Das Sättigungsdefizit der Sprosse bewegte sich dabei zwischen 1 und 42%. Auch die durch das Durchschneiden entstandene Wundfläche ergab wenigstens bei den holzigen Versuchsobjekten keine ins Gewicht fallende Steigerung der Transpiration. In 9 Versuchen trat dagegen eine Erhöhung der Transpiration von sehr wechselndem Ausmaße (Anstieg auf 107—225%) ein. Bei dreien dieser Versuche war die Transpiration schon vor dem Abschneiden schwankend, so daß der Anstieg nichts besagt, bei zwei weiteren waren Versuchsfehler nicht ausgeschlossen, und bei den restlichen dreien stand der Anstieg in seiner Größe in keinerlei Beziehung zu dem in der betreffenden Pflanze herrschenden Sättigungsdefizit. Auch die Versuche Pfeleiderers haben somit keinerlei Anhaltspunkte dafür ergeben, daß bei den Untersuchungen der holzigen Gewächse in Beni Unif eine Erhöhung der Transpiration infolge des Abschneidens der Sprosse eingetreten sein könnte. Die Gefahr, mit der Methode regelmäßig zu hohe Werte zu erhalten, besteht also nicht, zumal die verschärften Außenbedingungen der Wüste einen solchen Anstieg — selbst wenn er wirklich vorhanden wäre — sehr rasch kompensieren müßten. Dieses Ergebnis wird erhärtet durch die Beobachtungen von Stocker (1931), Firbas (1931), Schratz (1931), Vassiljev (1931) und Pisek & Cartellieri (1931), die teils durch Vergleichsmessungen an intakten und abgeschnittenen Sprossen, meistens aber aus dem Verlaufe ihrer Transpirationskurven, zu gleichen Schlüssen kamen. Man braucht also keine Bedenken zu tragen, die in Beni Unif gemessenen Zahlen für mindestens nicht überhöht zu halten. Nicht ausgeschlossen ist dagegen, daß sie, wie oben schon erwähnt wurde, zu niedrig gegenüber der tatsächlichen Transpirationsgröße sind.

Am 15. September wurden bei intensiver Sonnenstrahlung die in Tabelle 4 zusammengestellten Messungen gemacht. Der Standort war in der Felswüste am Hang des Garet el Hamir am „Sattel“. Der Boden besteht hier aus riesigen Quadern und Platten anstehenden, nackten Gesteins, das nur in seinen Ritzen kümmerliche Vegetation von kleinen xeromorphen Sträuchern trägt. Leider war an diesem Tage das Aspirationspsychrometer defekt, so daß wir uns auf die Angabe der einfachen Lufttemperatur beschränken müssen. Die Evapo-

Tabelle 4.

Transpirationsversuch am 15. Sept. 1929 am Sattel des Garet el Hamir bei Beni Unif; während des ganzen Tages fast oder ganz windstill. Absolute Transpirationswerte.

Nr.	Pflanze	Organ	Frischgewicht g	Oberfläche qcm	Zeit	Temperatur ° C	relative Luftfeuchtigkeit %	Gewichtsverlust in 3 Min. mg
1	Zilla macroptera	Assimilationsdornen	0,576	6,65	9 ²⁵	32	23	26
2	Zollikoferia arborescens	Assimilationsdornen	0,878	12,8	9 ⁴⁵	32	21	24
3	Limoniastrum Feei	schwach sukkul. Blatt	0,206	3,0	10 ⁰⁵	33	20	2
4	Thymelaea microphylla	unbeblätterter behaarter Sproß	0,654	15,70	10 ³⁵	34,5	18,5	12
5	Thymelaea microphylla	beblätterter Sproß	0,599	?	10 ⁴⁵	34,5	18,5	28
6	Zilla macroptera	Assimilationsdornen	0,593	11,3	11 ⁰⁰	35	16	29
7	Zollikoferia arborescens	Assimilationsdornen	0,768	13,56	11 ¹⁰	35,5	16	9
8	Zilla macroptera	Assimilationsdornen	0,630	8,22	11 ³⁰	35,5	16	34
9	Zollikoferia arborescens	Assimilationsdornen	0,816	13,5	11 ³⁰	35,5	15	17
10	Zilla macroptera	Assimilationsdornen	0,881	14,06	13 ⁵³	37	10	22
11	Zollikoferia arborescens	Assimilationsdornen	0,449	7,53	14 ⁰⁷	?	?	10
12	Limoniastrum Feei	sukkul. Blatt	0,189	2,6	14 ²³	36,5	11	2
13	Zilla macroptera	Assimilationsdornen	0,773	13,72	16 ¹³	36	9	24
14	Zollikoferia arborescens	Assimilationsdornen	0,520	9,10	16 ²³	36	9	13

ration nach Piche betrug zwischen 10³⁰ und 12³⁰ 1,4 ccm pro Stunde, und zwischen 12³⁰ und 13³⁰ 1,8 ccm, war also für Wüstenverhältnisse relativ schwach, was seinen Grund hauptsächlich in der herrschenden Windstille hatte. Die Transpirationswerte sind in Tabelle 5 nach den Versuchspflanzen zusammengeordnet und auf 1 Stunde und 1 g Frischgewicht bzw. 100 qcm Oberfläche bezogen; außerdem ist die Wassergabe in Beziehung zum vorhandenen Wasservorrat gesetzt.

Tabelle 5.

Transpirationsversuch vom 15. September 1929.
Auf Frischgewicht, Oberfläche und Wassergehalt bezogene Werte.

Pflanze	Nr.	Zeit	Transpiration in g pro Stunde bezogen auf			Stündl. Transpira- tion in % des Anfangs- wasser- gehalts
			1 g Frisch- gewicht	100 qcm Oberfläche	Mittel- wert	
Zilla macroptera	1	9 ²⁵	0,884	7,8	5,6 (100)	137
	6	11 ⁰⁰	0,932	5,2		149
	8	11 ²⁰	1,188	8,2		164
	10	13 ⁵²	0,484	3,2		76
	13	16 ¹³	0,624	3,4		94
Zollikoferia arborescens	2	9 ⁴⁵	0,528	3,8	2,8 (50)	101
	7	11 ¹⁰	0,234	1,3		43
	9	11 ³⁰	0,408	2,6		80
	11	14 ⁰⁷	0,440	3,6		45
	14	16 ²³	0,494	2,8		93
Thymelaea microphylla unbeblättert beblättert	4	10 ³⁵	0,360	3,2	—	82
	5	10 ⁴⁵	0,952	?	—	140
Limoniastrum Feei	3	10 ⁰⁵	1,196	1,3	1,4	36
	12	14 ²³	0,212	1,5	(25)	40

Vergleicht man die zu jeder Art gehörenden Zahlen miteinander, so findet man recht erhebliche individuelle Schwankungen der Einzelwerte, wie sie seitdem von fast allen Autoren bei ihren Versuchen beobachtet worden sind (Seybold, 1929, Kamp, 1930, Pisek & Cartellieri, 1931, Schratz, 1931, Vassiljev, 1931). Im übrigen zeigen die Versuche eindeutig, daß die Transpiration während des ganzen Tages stark war; auch während der heißesten Mittagszeit war sie in lebhaftem Gange.

Am stärksten war die Transpirationsintensität bei *Zilla macroptera*, deren Mittelwert mit 5,6 g pro 100 qcm Oberfläche und Stunde genau doppelt so hoch ist wie der von *Zollikoferia arborescens*. Dieses Verhältnis der Transpiration von *Zilla* und *Zollikoferia* interessiert deshalb, weil die beiden Arten sich im Habitus zum Verwechseln ähneln (Fig. 1 und 2, ferner Harder, Filzer & Lorenz 1931, S. 59 und 129): beide sind dornenstarrende, blattlose Sträucher mit zylindrischen Sproßassimilatoren. Die inzwischen u. a. von Schratz (1931, vgl.

auch 1932) gemachte Beobachtung, daß bei gleicher Struktur starke Unterschiede in der Transpiration auftreten können, finden wir somit bestätigt (vgl. auch Walter 1931, S. 151).

Nur ein Viertel des Transpirationswertes von *Zilla macroptera*, nämlich 1,4 g pro 100 qcm und Stunde, ergaben die schwach sukkulenten Blätter des *Limoniastrum Feei* (Abb. bei Harder, Filzer und Lorenz, 1931, S. 70). So bestätigt diese nicht sehr ausgeprägte Saftpflanze bis zu gewissem Grade die allgemein bekannte Transpirationseinschränkung bei Sukkulenten.



Fig. 1. Dornsproß von *Zilla macroptera*.



Fig. 2. Dornsproß von *Zollikoferia arborescens*.

Nicht ohne Interesse ist es, daß auch *Thymelaea microphylla* (Abb. bei Harder, Filzer & Lorenz, 1931, S. 104 und 105) im unbeblätterten Zustand eine recht erhebliche Transpiration aufweist, die ungefähr so stark ist, wie die von *Zollikoferia arborescens*. Die Pflanze wirft während der sommerlichen Dürreperiode ihre Blätter ab und macht dann mit ihren von einem gelblichen Haarpelz überzogenen dürrigen Sprossen den Eindruck eines in tiefster Ruhe befindlichen Zwergstrauches. Da sie in diesem Zustand aber trotzdem Kohlensäure assimiliert (Harder, Filzer & Lorenz, 1931), so kann ihre Fähigkeit zu transpirieren weiter nicht in Verwunderung versetzen. Allerdings scheint, so weit man Schlüsse aus nur zwei Versuchen ziehen kann, genau wie die Kohlensäureassimilation auch die Transpiration bei ihr sehr stark gesteigert zu werden, wenn die kleinen Blätter zur Entfaltung kommen (Tab. 5). Aber das beblätterte Exemplar transpirierte nicht stärker als manche Sprosse der *Zilla*, was ein bezeichnendes Licht auf die große Lebhaftigkeit des Gasaustausches der Sprosse dieser letzteren Art wirft.

Die aus der Transpirationsgröße errechnete Wasserdurchströmung der Organe war recht lebhaft, ganz besonders wieder bei *Zilla macroptera*, bei der pro Stunde bis zu 164% des Wasservorrats des untersuchten Sproßstückes verbraucht wurden¹⁾. Selbst bei dem träge transpirierenden blattsukkulenten *Limoniastrum Feei*, dessen Blätter mit der derben weißen Kalkkruste einen äußerst unbelebten Eindruck machen, mußte in $2\frac{1}{2}$ —3 Stunden der Wasservorrat des Blattes erneuert werden.

Bei der recht erheblichen Wasserabgabe interessierte es nun zu prüfen, wie weit die einzelnen Arten befähigt sind, diesen Wasserverlust, der für die abgeschnittenen Sprosse sehr bald zu katastrophalen Folgen führen muß, durch Erhöhung der Diffusionswiderstände im abgeschnittenen Zustande einzuschränken. Es wurden deshalb die Sprosse Nr. 1—5 nach der ersten Transpirationsbestimmung noch weiter exponiert und nach etwa 2 Stunden nochmals gewogen. Bei *Zilla macroptera* waren jetzt nur noch 30 % des anfänglichen Wassergehalts vorhanden. Es war der Pflanze also nicht gelungen, die Transpiration wirksam einzuschränken. Etwas besser, aber auch unzureichend, war die Regulierung bei *Zollikoferia arborescens*, die noch über 50 % Wasser verfügte. Bei der beblätterten *Thymelaea microphylla* waren es noch 55 % und bei der unbeblätterten 60 %. Blätter von *Limoniastrum Feei* dagegen hatten noch 75 % des Anfangswassergehalts. Die *Limoniastrum*blätter fühlten sich daher auch noch ziemlich turgeszent an, während die Sprosse von *Zilla* und *Zollikoferia* geschrumpft und an der Oberfläche faltig geworden waren. Das mit dem Wasser haushälterischere *Limoniastrum* hatte offenbar seine Stomata nach einiger Zeit gänzlich geschlossen, denn als das Blatt nun nochmals während 3 Minuten exponiert wurde, war sein Verdunstungswert 0, obgleich die Pflanze an sich noch genügend Wasserreserven zur Verfügung hatte. Bei den anderen Arten war es dagegen offensichtlich nicht zu einem Stomataverschluß gekommen, denn sie gaben, als ihre Transpiration nun geprüft wurde, immer noch Wasserdampf ab. Es kann kein Zweifel bestehen, daß *Zilla* und *Zollikoferia* nach kurzer Zeit gänzlich ausgetrocknet und tot waren, während *Limoniastrum* wohl ebenso sicher noch länger lebensfähig blieb.

Diese mangelhafte Fähigkeit gewisser Arten, ihre Transpiration wirksam und rechtzeitig durch Stomataverschluß einzuschränken, war uns auch schon bei unseren Assimilationsstudien begegnet, wo wir infolgedessen bei großer Hitze in den Assimilationskammern z. B. bei *Zollikoferia* mitten am sonnenhellen Tage starke Kohlensäureausscheidung fanden, während die Assimilation bei *Limoniastrum* in viel geringerem Maße unter den Kompensationspunkt sank. Die bei den Assimilationsuntersuchungen gemachten Erfahrungen runden sich also durch die Transpirationsergebnisse

1) Die Wasservorräte in den zu den Versuchen verwendeten Sprossen bzw. Einzelblättern waren ziemlich erheblich. Sie betragen in der auf den Regen folgenden Woche bei *Zilla macroptera* im Mittel 66 % des Frischgewichtes (Extreme 61 und 71 %), bei *Zollikoferia arborescens* 54 % (Extreme 45 und 59 %, bei einem Exemplar mit jungen Blättern 68 %), bei *Limoniastrum Feei* 54 % (Extreme 50 und 59 %) und bei *Thymelaea microphylla* im unbeblätterten Zustande 45 %, im beblätterten 55 %.

in befriedigender Weise ab. Allerdings darf man daraus noch nicht den Schluß ziehen, daß die Zollikoferien auch unter natürlichen Verhältnissen während der Dürrezeit dauernd ihre Stomata geöffnet hielten, denn sowohl in den Assimilations- wie in den Transpirationsversuchen sind die Verhältnisse unnatürlich und ungünstig: in den Assimilationskammern herrschte gerade bei den Versuchen mit Kohlensäureausscheidung eine abnorm hohe Temperatur und in den Transpirationsversuchen fehlt den Sprossen der natürliche Wassernachschub; beides sind aber Bedingungen, unter denen die normale Reaktion der Stomata durchaus gehemmt sein könnte und es sehr wahrscheinlich auch tatsächlich ist.

C. Besprechung der Ergebnisse.

Die gefundenen hohen Transpirationswerte stellen eine weitere Stütze für die von Autoren wie Maximow, Huber, Stocker, Walter u. a. aufgestellte Auffassung von der starken Transpirationsfähigkeit der Xerophyten dar.

Vergleicht man die in Beni Unif ermittelten Zahlen, die in 8,2 g pro 100 qcm Oberfläche und Stunde gipfeln, mit denen, die Stocker (1928) und Seybold (1929) in der ägyptischen Wüste fanden, so sieht man, daß die Transpirationsraten in Beni Unif sehr viel höher liegen. Der Grund dafür dürfte ein doppelter sein. Einerseits haben Stocker und Seybold bekanntlich mit zu langen Expositionszeiten gearbeitet, so daß sie die wirkliche Transpiration noch weniger erfassen konnten als wir, und andererseits war vielleicht bei ihren Versuchen auch die Wasserversorgung der Pflanzen schlechter. Zwar haben ihre Versuche im Frühling stattgefunden, aber möglicherweise doch bei geringerer Wasserversorgung als die hier mitgeteilten, die direkt im Anschluß an einen allerdings nicht starken (19,9 mm) und auf monatelange Dürre folgenden Regenfall gemacht wurden. Die Bodensaugkräfte waren zwar auch um diese Zeit in der Umgebung Beni Unifs im allgemeinen recht hoch (Harder 1930, II), aber gerade unsere Versuchspflanzen wuchsen in Felsspalten, in denen sehr wahrscheinlich Regenwasser zusammengefloßen war, so daß hier Feuchtigkeitsnester von unkontrollierbarem, aber wohl nicht niedrigem Wassergehalt vorhanden gewesen sein dürften.

Leider lassen sich aus den Angaben Killians (1932), der in relativ geringer Entfernung von Beni Unif bei Laghuat im April 1931 Transpirationsmessungen an Wüstenpflanzen ausführte, kaum sichere Vergleichszahlen gewinnen. Zwar ergibt sich aus ihnen mit Sicherheit, daß die Wüstengewächse im Frühling nach den Winterregen im Vergleich mit der Flora der Küstengebiete stark transpirieren, aber die

Zahlenwerte sind so hoch, daß man eine Bestätigung abwarten muß, ehe man mit ihnen rechnen kann¹⁾.

Vergleichbar sind dagegen die von Schratz (1931) in Tucson in der Arizonawüste ermittelten Transpirationsergebnisse. Ihre Höchstwerte liegen wesentlich niedriger als die unsrigen in Beni Unif. Und zwar fand Schratz selbst bei eingetopften und dauernd maximal mit Wasser versorgten Pflanzen nur Höchstwerte, die 50 und mehr Prozent unter der Maximaltranspiration in Beni Unif liegen. Demnach scheinen die beiden typisch xeromorphen Xerophyten Beni Unifs, *Zilla macroptera* und *Zollikoferia arborescens*, in stärkerem Maß als die Xeromorphen der Arizonawüste befähigt zu sein, ihre Transpirationswiderstände auszuschalten oder auch über bessere Wasserfördermöglichkeiten (Huber, 1924, Fribas, 1931) zu verfügen. Die Xeromorphen Beni Unifs würden also eine weitergehende Regulationsfähigkeit ihres Transpirationsapparates besitzen als diejenigen der Arizonawüste.

Ehe man aus diesem unterschiedlichen Verhalten weitere Schlüsse ziehen kann, müßten natürlich Vergleichsversuche mit einer großen Zahl von Arten aus den beiden Gebieten gemacht werden. Da die Fels- und Kieswüste um Beni Unif zweifellos extremer ist als die Halbwüste um Tucson, so wäre es wohl ökologisch verständlich, wenn die Pflanzen Beni Unifs auf den seltener und in größeren Zeitabständen fallenden Regen in lebhafterer Weise reagieren würden, also diejenigen Tucsons bei der dort häufigeren und länger anhaltenden Feuchtigkeitsversorgung.

1) Auf S. 466 sagt Killian „Les chiffres indiqués dans mon travail expriment donc l'intensité de la transpiration en mg par heure et par mm² de la surface simple“ und setzt auch neben seine zahlreichen Transpirationsdiagramme die Angabe „mg: mm² heure“. Bei schwacher Transpiration findet er beispielsweise 2–4 mg: mm² heure, also umgerechnet auf 100 qcm Oberfläche 20–40 g, was für schwache Transpiration schon sehr erheblich wäre; bei starker Transpiration gibt er aber über 100 mg: mm² heure an, also stündlich mehr als 1 kg Wasserabgabe pro 100 cm² Blattfläche, was wohl als ausgeschlossen bezeichnet werden darf. Man darf wohl vermuten, daß hier irgendein Irrtum bei der Berechnung vorliegt. Dividiert man die Killianschen Werte durch 100 und bezieht außerdem auf die beiderseitige Blattoberfläche, so kommt man zu Werten, die wahrscheinlicher erscheinen. Als Maximum unter allen Beobachtungen wäre dann bei *Erodium pulverulentum*, das nach Killian bis 171 mg: mm² heure abgibt, ein Transpirationswert von 8,5 g pro 100 cm² und Stunde vorhanden gewesen. Aber diese, den direkten Angaben des Autors widersprechende Umrechnung entbehrt natürlich jeglicher Sicherheit.

Anmerkung bei der Korrektur. Herr Kollege Killian hat mir inzwischen auf Anfrage folgendes mitgeteilt: „Wie Sie ganz richtig vermuten, sind meine Transpirationswerte nicht in mm², sondern in cm² angegeben. Der Irrtum liegt an einer unrichtigen Planimeteranweisung, die ich leider nicht nachprüfte.“

Weit übertroffen werden die in Beni Unif gemessenen Transpirationsgrößen noch von denen, die Vassiljev (1931) in der mittelasiatischen Wüste Kara Kum bei der Station Repetek feststellte. Die Transpiration stieg dort bis zu dem enorm hohen Wert von mehr als 25 g pro Stunde und 100 qcm. Ob das auf spezifischen Eigenschaften gewisser der dort lebenden Pflanzen beruht¹⁾, oder ob die geringen Saugkräfte der Repeteker Sandböden der Wasseraufnahme so viel geringere Widerstände entgegensetzen, daß dadurch eine so viel bessere Wasserdurchströmung möglich ist, oder ob schließlich die auf 1 Minute verkürzte Beobachtungszeit Vassiljevs das ausschlaggebende ist, läßt sich zur Zeit nicht entscheiden.

Das richtige Bild von der physiologischen Leistungsfähigkeit der Xeromorphen Beni Unifs kann man sich natürlich erst machen, wenn durch Untersuchung während der Dürrezeit gezeigt ist, wie weit diese unter günstigen Bedingungen zu sehr starker Wasserabgabe und somit zu rascher Ausnutzung der Niederschläge befähigten Pflanzen in der Trockenzeit ihren Wasserhaushalt einzuschränken vermögen. Sowohl Vassiljev wie Schratz haben festgestellt, daß die Transpiration der Wüstenvegetation in weitgehendem Maße durch die Wasservorräte des Bodens beeinflusst wird (vgl. auch Oppenheimer 1932). Es kann daher wohl gar keinem Zweifel unterliegen, daß die Transpiration vor dem Regenfall auch bei unseren Versuchspflanzen geringer gewesen sein muß. Völlig zum Stillstand gebracht war sie aber durch die Dürre durchaus nicht, denn bei unseren Assimilationsversuchen (Harder, Filzer & Lorenz, 1931) konnten wir wiederholt auch vor dem Regenfall im Innern der Assimilationskammern Niederschläge von Kondenswasser beobachten, die nur auf eine ziemlich starke Transpiration der eingeschlossenen Pflanzenteile zurückgeführt werden können. Besonders stark war diese Wasserabgabe bei dem auf seine Transpiration leider nicht untersuchten *Haloxylon articulatum*, das gleichzeitig durch eine

1) Es hatten durchaus nicht alle Versuchspflanzen Vassiljevs eine so starke Transpiration. Bei dem blattlosen *Arthrophytum arborescens*, das annähernd das morphologische Gegenstück zu *Zilla* und *Zollikoferia* bildet, war der Höchstwert mit 9.3 g praktisch kaum von dem von *Zilla* (8.2 g) verschieden, und im Mittelwert gleichen sich die Zahlen von *Arthrophytum* und *Zilla* mit 5.6 g zufällig ganz genau. Ein Teil der baumförmigen Vertreter der Kara Kum scheidet zudem für unser Problem aus, weil es sich um Pflanzen handelt, die mit ihren Wurzeln in das Grundwasser tauchen und daher keine eigentlichen Xerophyten sind. Für *Smirnovia turkestanica* allerdings, bei der Vassiljev die überhaupt höchsten Werte fand, gibt er ausdrücklich an, daß ihre Wurzeln nur bis in die Region oberhalb des Grundwasserspiegels hinabgehen.

relativ sehr starke Kohlensäureassimilation während der Dürre ausgezeichnet war. Es ist daher zu erwarten, daß sich weitgehende Unterschiede in der Transpirationsstärke bei den einzelnen Arten ergeben werden, Verschiedenheiten, die ja im übrigen in den Vassiljevskischen u. a. Ergebnissen schon in der schönsten Weise zum Ausdruck kommen.

Zusammenfassung.

In Beni Unif ist die Evaporation im Spätsommer wesentlich höher als in Deutschland, und zwar auch als an solchen deutschen Orten, die wegen ihrer besonderen Expositionsverhältnisse ein Mikroklima haben, das in gewissen Punkten als wüstenähnlich bezeichnet werden kann.

Die Transpiration der Xerophyten Beni Unifs weist bei den verschiedenen Arten erhebliche Unterschiede auf. Bei günstiger natürlicher Wasserversorgung, wie sie durch einen auf lange Dürre folgenden Regenfall von 19,9 mm gegeben ist, steigt sie bei typischen Xeromorphen bis zu hohen Werten an. Bei den beiden blattlosen, mit Assimilationsdornsprossen ausgestatteten Gewächsen *Zilla macroptera* und *Zollikoferia arborescens* wurden als Höchstwerte der Verdunstung 8,2 bzw. 3,8 gr pro 100 qcm Oberfläche und Stunde festgestellt; das entspricht einem stündlichen Verbrauch von 164 bzw. 101% des Wasservorrats des transpirierenden Organes. Es ist wahrscheinlich, daß diese Werte infolge der gewählten Versuchsanordnung (Messung innerhalb 4—5 Minuten nach dem Abschneiden) eher zu niedrig als zu hoch sind. Bei dem schwach blattsukkulenten *Limoniastrum Feei* stieg die Transpiration nicht höher als 1,3 gr und es wurde nicht mehr als 40% des Wasservorrats in der Stunde abgegeben.

Die Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft, durch deren Unterstützung die Ausführung der Untersuchung ermöglicht wurde, sei auch an dieser Stelle der gebührende Dank ausgesprochen.

Göttingen, Botanisches Institut.

Literatur.

- Firbas, F., Über die Ausbildung des Leitungssystems und das Verhalten der Spaltöffnungen im Frühjahr bei Pflanzen des Mediterrangebietes und der tunesischen Steppen und Wüsten. Beih. Bot. Zentralbl., I., 1931, **48**, 451.
— Die Wirkung des Windes auf die Transpiration. Ber. d. Deutsch. bot. Ges., 1931, **49**, 443.
Harder, R., I. Beobachtungen über die Temperatur der Assimilationsorgane sommergrüner Pflanzen der algerischen Wüste. Zeitschr. f. Bot., 1930, **23**, 703.

- Harder, R., II. Über den Wasser- und Salzgehalt und die Saugkräfte einiger Wüstenböden Beni Unifs. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1930, **72**, 665.
- , Filzer, P. und Lorenz, A., Über Versuche zur Bestimmung der Kohlen-säureassimilation immergrüner Wüstenpflanzen während der Trockenzeit in Beni Unif. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1931, **75**, 45.
- Heilig, H., Untersuchungen über Klima, Boden und Pflanzenleben des Zentral-kaiserstuhls. *Zeitschr. f. Bot.*, 1931, **24**, 225.
- Huber, B., Die Beurteilung des Wasserhaushalts der Pflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1924, **64**, 1.
- Iwanoff, L., Zur Methodik der Transpirationsbestimmung am Standort. *Ber. d. Deutsch. bot. Ges.*, 1928, **46**, 306.
- Kamp, H., Untersuchungen über den Kutikularbau und kutikuläre Transpiration bei Blättern. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1930, **72**, 403.
- Killian, Ch., Recherches écologiques sur les fluctuations saisonnières de la transpiration chez les végétaux du climat méditerranéen. *Bull. Soc. Bot. de France*, 1932, **79**, 460.
- Maximov, N. A., *The plant in relation to water*. London 1929.
- Oppenheimer, H. R., Zur Kenntnis der hochsommerlichen Wasserbilanz mediterraner Gehölze. *Ber. d. Deutsch. bot. Ges.*, 1932, **50a**, 185.
- Pisek, A., und Cartellieri, E. Zur Kenntnis des Wasserhaushalts der Pflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1931, **75**, 195.
- Schanderl, H., Ökologische und physiologische Untersuchungen an der Wellen- und Muschelkalkflora des Maintals. *Planta*, 1930, **10**, 756.
- Schratz, E., Vergleichende Untersuchungen über den Wasserhaushalt von Pflanzen im Trockengebiet des südlichen Arizona. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1931, **74**, 153.
- Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Transpiration und Blattstruktur. *Planta*, 1932, **16**, 17.
- Seybold, A., Untersuchungen über die Transpirationswiderstände und über die Temperatur ägyptisch-arabischer Wüstenpflanzen. *Planta*, 1929, **9**, 270.
- Stocker, O., Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten- und Salzpflanzen. *Jena* 1928 (Bot. Abhandl. **13**).
- Eine Feldmethode zur Bestimmung der momentanen Transpirations- und Evaporationsgröße. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, 1929, **47**, 126.
- Transpiration und Wasserhaushalt in verschiedenen Klimazonen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1931, **75**, 494.
- Vassiljev, I. M., Über den Wasserhaushalt von Pflanzen der Sandwüste im süd-östlichen Kara-Kum. *Planta*, 1931, **14**, 225.
- Volk, O. H., Beiträge zur Ökologie der Sandvegetation der oberrheinischen Tiefebene. *Zeitschr. f. Bot.*, 1931, **24**, 81.
- Walter, H., Verdunstungsmessungen auf kleinstem Raum in verschiedenen Pflanzengesellschaften. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 1928, **68**, 233.
- Die Hydratur der Pflanze. *Jena* 1931.

Über die Ca- und Mg-Ablagerung bei den Corallinaceen des Golfes von Neapel.

Von K. Mägdefrau.

Unter dem Begriff „Kalkablagerung“ bei den Pflanzen, insbesondere bei den Algen, werden zweierlei Erscheinungen vereinigt, die zwar dasselbe Endergebnis zeigen, nämlich die Ablagerung von sekundärem Kalziumkarbonat, aber ganz verschiedene Ursachen haben. Den einen Fall zeigt z. B. *Vaucheria de Baryana* in stark kalkhaltigen Gewässern. Die Fäden werden in ihren älteren Teilen mit kohlensaurem Kalk überzogen, während die Spitzen weiterwachsen. Diese Kalkausfällung kommt auf folgende Weise zustande: Ein großer Teil des Kalkes ist im Wasser als primäres Kalziumkarbonat, $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$, gelöst; die Pflanzen nehmen nun durch ihre Assimilationstätigkeit Kohlensäure aus dem primären Kalziumkarbonat auf, so daß das sekundäre Kalziumkarbonat, welches viel schwerer löslich ist als das primäre, sogleich auf der Pflanze ausfällt. Die gleiche Erscheinung beobachtet man bei vielen in kalkhaltigem Wasser lebenden Pflanzen, wie Cyanophyceen (*Schizothrix*), Laubmoosen (*Eucladium verticillatum*, *Didymodon tophaeus*, *Cratoneurum glaucum*), Lebermoosen (*Aneura pinguis*) und höheren Pflanzen (über das eigentümliche Verhalten einiger Samenpflanzen in dieser Beziehung, s. Arens 1930). Andrée (1924, S. 746) hat diese Form der Kalkablagerung als „physiologischen Übersättigungskalk“ bezeichnet. Nun findet aber eine derartige Kalkausfällung auch statt auf toten Gegenständen (Holz, alten Blättern usw.), da in Lösungen von primärem Kalziumkarbonat durch Abgabe von CO_2 an die Luft ebenfalls sekundäres Kalziumkarbonat ausgefällt wird:



Daher ist es besser, das Wort „physiologisch“ wegzulassen und die auf solche Weise entstandenen Kalke einfach als „Übersättigungskalke“ zu bezeichnen; denn in der Natur gehen ja in den pflanzenbewachsenen kalkreichen Gewässern die physiologisch bedingte und die anorganische

Kalkbildung gleichzeitig vor sich. Voraussetzung für diese Art der Kalkablagerung ist, daß das Wasser, in dem die Pflanzen leben, einen sehr hohen Kalkgehalt aufweist.

Eine andere, von der vorigen oft nicht scharf auseinandergehaltene Art der Kalkablagerung ist die, bei der das Kalzium in irgendeiner Form durch den Stoffwechsel der Pflanze hindurchgeht. Die Ausfällung des Kalziums findet dann entweder im Plasma oder in der Zellwand oder an bestimmten Stellen der Außenseite der Pflanze statt. Das Kalzium kann an verschiedene Säuren gebunden sein. Im Plasma kommt es z. B. vor als Kalziumoxalat in Gestalt von Kristallen, Drusen und Rhaphiden bei fast allen Familien der höheren Pflanzen, oder in Form von Gipskristallen bei Desmidiaceen (Fischer 1884). In der Zellwand finden wir das Kalzium z. B. sehr häufig als Karbonat in den Zystolithen von Moraceen, Acanthaceen usw. und in den Zellmembranen vieler Algen. Auf den Außenwänden der Epidermis finden wir das Kalzium ebenfalls als Karbonat auf den Hydathoden von Saxifragaceen, Polypodiaceen usw.

In den meisten der genannten Fälle ist die Menge des ausgeschiedenen Kalkes aber sehr gering. In großer Menge dagegen wird der Kalk abgeschieden bei den sogenannten Kalkalgen aus der Familie der Corallinaceen und einigen Vertretern der Siphonocladialen und Siphonales. Hier wird das Kalziumkarbonat in solcher Menge abgelagert (bis 86% des Trockengewichtes), daß sie geologisch von großer Bedeutung ist. Diese Art der Kalkablagerung bezeichnet Andrée (1924, S. 746) als „organische Kalkbildung i. e. S.“. Beträchtliche Kalkablagerungen im Ordoviciun, in der alpinen Trias und im Tertiär sind auf diese Weise entstanden. Charakteristisch hierfür ist, daß die Algen in einem verhältnismäßig kalkarmen Wasser leben (s. Tabelle weiter unten!).

In allen diesen zuletzt genannten Fällen wird das Kalzium als Karbonat ausgefällt. Nur *Acetabularia* verhält sich anders. Leitgeb (1888) stellt fest, daß hier das Kalzium teils als Karbonat, teils als Oxalat vorliegt, und zwar räumlich getrennt: Das Karbonat findet sich besonders in der äußeren Schicht der Zellwand in sehr feinkörniger Form, das Oxalat dagegen in den tieferen Partien der Zellmembran in Kriställchen; das Karbonat tritt hauptsächlich im Stiele auf, nimmt nach oben zu ab und wird im Schirm durch Oxalat vertreten.

Vor der Besprechung der Kalkablagerung bei den Corallinaceen seien zunächst die vier Modifikationen charakterisiert, in denen das Kalziumkarbonat auftritt (nach Linck 1909a und Niggli 1920):

1. Als Gel, amorph, spez. Gew. ca. 2,3.
2. Vaterit, optisch 2-achsig, spez. Gew. 2,6.
3. Aragonit, rhombisch, spez. Gew. 2,95.
4. Kalzit (Kalkspat) hexagonal-rhomboedrisch, spez. Gew. 2,72.

Diese Modifikationen sind nach der Stabilität geordnet, Kalzit ist die stabilste.

Meigen (1901, 1903) entdeckte im Kobaltnitrat ein wichtiges einfaches Reagens zur Unterscheidung von Kalzit und Aragonit: Man kocht das gepulverte Material in 5—10%iger Kobaltnitrat-Lösung; hierbei färbt sich Aragonit schon nach kurzer Zeit violett, während Kalzit unverändert bleibt und sich erst nach 5—10 Minuten hellblau färbt. Meigen stellte auf diese Weise fest, daß bei einigen kalkabscheidenden Meeresalgen das Kalziumkarbonat als Aragonit, bei anderen als Kalzit vorliegt, wie folgende Tabelle zeigt:

Aragonit	Kalzit
Halimeda	Lithophyllum
Acetabularia	Lithothamnium
Galaxaura	Corallina.
Cymopolia	

Die Ablagerung des Kalziumkarbonats findet bei den Arten mit mehrschichtigem Thallus schon sehr früh statt (z. B. bei der von mir genauer untersuchten *Peyssonnelia polymorpha* in der 2.—3. Zellage), und zwar wahrscheinlich in beiden Fällen (Aragonit und Kalzit) in Gelform; das Gel bildet sich dann in eine der beiden Modifikationen um. Im Falle des Kalzits besteht noch die Möglichkeit, daß die Umwandlung Gel → Kalzit noch über den Vaterit geht. Doch harren alle diese Dinge noch vollständig der genauen Untersuchung.

In vielen Corallinaceen findet sich außer Kalziumkarbonat auch noch in geringerer Menge Magnesiumkarbonat. Der erste, der dies feststellte, war wohl Bouvier (1791) bei *Corallina*, wo er einen Magnesiumgehalt von 4,8% fand¹⁾. Damour, Högbom und Clarke und Wheeler führten weitere Analysen aus. Den höchsten, bisher festgestellten Magnesiumgehalt besitzt *Amphiroa tribulus* von den Antillen mit 16,99% (bei 70,83% CaCO_3).

Für die Abscheidung des Magnesiumkarbonats gibt es zwei Möglichkeiten. Entweder es wird gleichzeitig mit dem Kalziumkarbonat abgeschieden, oder die lebende Pflanze scheidet nur Kalziumkarbonat

1) Diese wie alle folgenden Prozentzahlen beziehen sich stets auf das Trockengewicht (nicht auf die Asche) und sind als Karbonat berechnet.

aus, und das Magnesiumkarbonat wird erst in den abgestorbenen Thallusteilen ausgefällt. Dieser zweite Fall erscheint nach den weiter unten zu besprechenden mineralogischen Befunden über die Dolomitbildung auch als denkbar. Da bisher die Algen immer als Ganzes analysiert wurden, konnte man diese Frage natürlich nicht beantworten.

Daher analysierte ich von *Lithophyllum expansum* (Golf von Neapel, Secca die Vico Equense, 10—15 m tief) die obere (lebende) und die unteren (abgestorbenen) Schichten des Thallus getrennt. Diese Corallinacee wählte ich wegen ihres flachen, blattartigen Aufbaues. Die beiden Schichten trennte ich dadurch, daß ich mit einem Skalpell die obere Partie des vorher gereinigten Thallus abschabte; daß hierbei teilweise auch tote Partien mit abgeschabt wurden, läßt sich kaum vermeiden. Die Analyse selbst wurde folgendermaßen ausgeführt: Die pulverisierte Algensubstanz wurde bei 105° getrocknet und in heißer, 20%iger Salzsäure gelöst. Das Kalzium wurde als Oxalat gefällt, mit verdünnter Schwefelsäure gelöst und die freiwerdende Oxalsäure mit Kaliumpermanganat titriert. Das Magnesium wurde als Magnesiumammoniumphosphat gefällt und als Magnesiumpyrophosphat bestimmt.

Die (mehrfach ausgeführten) Analysen ergaben:

	CaCO ₃	MgCO ₃
Lithophyllum expansum, obere Thallusschichten . . .	79,0%	2,5%
Lithophyllum expansum, untere Thallusschichten . . .	78,2%	6,2%

Diese Befunde zeigen, daß das Magnesiumkarbonat nicht gleichzeitig mit dem Kalziumkarbonat ausgeschieden (oder höchstens in ganz geringer Menge), sondern erst in den abgestorbenen Thalluspartien ausgefällt wird.

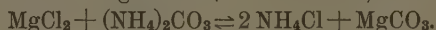
Das gleiche Ergebnis erhielt ich auch an einem Dünnschliff von *Lithophyllum racemus* mit Hilfe der Lemberg'schen Reaktion (Meigen 1914, S. 690), die es ermöglicht, Kalkspat und Dolomit (bzw. Magnesit) zu unterscheiden: Man behandelt den Schliff mit 5%iger Eisenchloridlösung, spült ihn vorsichtig mit Wasser ab und übergießt ihn mit Schwefelammoniumlösung; Kalkspat färbt sich hierbei dunkel, während Dolomit sich nur schwach grünlich färbt. An dem so behandelten Dünnschliff von *Lithophyllum racemus* färbten sich die äußersten Partien schwarz, während der gesamte innere Teil sich nur grün färbte. Dies zeigt also auch, daß das Magnesium erst in den tieferen Schichten des Thallus ausgefällt wird.

Bevor auf die Erklärung der Magnesiumausfällung eingegangen wird, sei eine Tabelle über die Zusammensetzung des Salzgehaltes im Mittelmeer gegeben (nach Johnstone in „*Tabulae biologicae*“ IV, S. 541, 1927). Das Mittelmeer hat einen Salzgehalt von 3,897‰, der sich folgendermaßen zusammensetzt:

Cl	Br	SO ₄	CO ₃	Na	K	Ca	Mg
55,53	0,18	7,74	0,19	30,37	1,09	1,26	3,64

Der Magnesiumgehalt des Salzes im Meerwasser ist in fast allen Meeren ziemlich gleich, im Durchschnitt 3,69. Daß der Kalziumgehalt im Meerwasser so verhältnismäßig niedrig ist, kommt daher, daß das Kalzium in großer Menge in den Hartteilen vieler Organismen gespeichert ist.

Die von Seiten der Mineralogen ausgeführten Untersuchungen über die Dolomitbildung geben uns eine Erklärung der oben mitgeteilten Tatsachen über das Vorkommen des Magnesiums in den Algen (Literatur bes. Linck 1909b, 1911, 1914; Rosza 1926; Bär 1932). Hiernach ist für die Bildung von Dolomit vor allem die Anwesenheit von Ammoniumkarbonat erforderlich. Wenn das Magnesium z. B. als Chlorid vorhanden ist, dann ergibt sich bei Anwesenheit von Ammoniumkarbonat folgendes Gleichgewicht (Linck 1909b, S. 237):



Eine der verschiedenen Möglichkeiten der Dolomitbildung ist nach Linck (1911, S. 133) die, „daß aus gemischten Magnesium- und Kochsalzlösungen (Meerwasser) durch kohlensaure Salze (Alkalien, Ammonium) bei reichlicher Gegenwart von freier Kohlensäure (Verwesungsvorgänge in abgeschlossenen Meeresteilen, Riffen, Lagunen usw.) sich direkt Dolomit bildet“. Dieselben Verwesungsvorgänge finden nun auch im Kleinen in jedem Kalkalgenthallus statt. Wenn die tieferen Lagen des Thallus absterben, bildet sich infolge der Zersetzung des Plasmas u. a. Ammoniumkarbonat und freie Kohlensäure. Es sind also in den abgestorbenen Thallusteilen die Bedingungen für Dolomitbildung verwirklicht und die Tatsache, daß sich das Magnesium nur in den tieferen Thalluspartien vorfindet, findet auf diese Weise ihre Erklärung.

Nun erhebt sich die Frage, in welcher Form das Magnesium in den Algen enthalten ist. An und für sich gibt es drei Möglichkeiten: als Magnesiumkarbonat neben dem Kalziumkarbonat, als „Lincksches Mischsalz“ oder als Dolomit. Hier kommen nur die erste und die letzte Form in Frage, da das Lincksche Mischsalz dem Vaterit entspricht, während sich ja das Magnesium in denjenigen Schichten des Algenthallus abscheidet, in denen das Kalziumkarbonat bereits als

Kalzit vorliegt. Die Frage, ob das Magnesium als Karbonat oder als Dolomit vorhanden ist, läßt sich nur durch Röntgenuntersuchung feststellen. Mehrere, von meinem Freunde Herrn cand. min. E. Preuß (Mineralogisches Institut Jena) hergestellte Röntgenphotogramme von *Lithophyllum expansum* konnten diese Frage leider nicht entscheiden, da das Vorhandensein von Magnesiumkarbonat oder Dolomit neben Kalziumkarbonat erst dann mit Sicherheit möglich ist, wenn die beiden erstgenannten Salze in mehr als 10% des Kalziumkarbonats vorhanden sind. Diese Frage kann also nur durch Röntgenanalyse einer Corallinacee mit sehr hohem Magnesiumgehalt gelöst werden; solches Material stand mir leider nicht zur Verfügung.

Oben wurde erwähnt, daß der kohlensaure Kalk in zwei Modifikationen bei den kalkabscheidenden Grün- und Rotalgen vorkommt. Als Aragonit oder als Kalzit. In der folgenden Tabelle habe ich den Magnesiumgehalt der häufigsten Kalkalgen zusammengestellt (Analysen aus Clarke & Wheeler, Bütschli und eigene) und dabei unterschieden nach den beiden Modifikationen des CaCO_3 .

Aragonit	Kalzit
Halimeda 0,0—0,9% MgCO_3	Lithothamnium 6—12% MgCO_3
Galaxaura . . 0,8% MgCO_3	Lithophyllum . 4—16% MgCO_3
	Corallina . . . 4,8% MgCO_3 .

Aragonit und Kalzit wurden durch die Meigensche Reaktion unterschieden. Da nun Dolomit wie Kalzit reagiert, wäre es möglich, daß bei *Lithothamnium*, *Lithophyllum* und *Corallina* die Meigensche Reaktion durch das Magnesium gestört ist. Die von Herrn cand. min. E. Preuß ausgeführten Röntgenaufnahmen ergaben aber bei *Lithophyllum expansum* und *L. racemus* einwandfrei Kalzit. Es kommt also bei den Kalkalgen das Magnesium vor allem bei den Arten vor, bei denen das Kalziumkarbonat als Kalzit vorliegt. Wie die Untersuchungen von Bütschli (1908, S. 115) zeigen, findet sich das Magnesium auch in den Hartteilen von Tieren hauptsächlich bei solchen Arten, bei denen das CaCO_3 in Form von Kalzit vorkommt und fehlt, bzw. ist nur in geringer Menge vorhanden bei solchen Arten, bei denen der Kalk als Aragonit ausgebildet ist. Über die Ursache des Zusammenvorkommens von Kalzit und Magnesium können wir vorläufig keinerlei Vermutungen äußern.

Bei einem Vergleich der Analysen der Corallinaceen fällt auf, daß der Magnesiumgehalt um so beträchtlicher ist, in je größeren Tiefen

die betreffenden Arten leben. In der folgenden Tabelle sind 4 Arten des Golfes von Neapel zusammengestellt.

Name	Fundort	Tiefe	CaCO ₃	MgCO ₃	Analytiker
<i>Corallina officinalis</i>	?	0—3 m	75 %	4,8 %	Bouvier nach Bütschli
<i>Lithophyllum expansum</i>	Secca di Vico Equense	10—15 m	78,2 %	6,2 %	Mägdefrau
<i>Lithothamnium fruticosum</i>	Neapel	40—70 m	63,00 %	9,46 %	Clarke & Wheeler
<i>Lithophyllum racemus</i>	Neapel	30—90 m	77,39 %	11,33 %	Högbom

Leider muß ich mich mit den angegebenen Zahlen anderer Autoren begnügen, da ich seinerzeit mein Material nach einzelnen Arten unterschieden und konserviert und nicht genau nach Meerestiefen getrennt habe. Daß der Magnesiumgehalt der Algen mit zunehmender Tiefe steigt, ist aber sicher. Als Ursache können mehrere Momente in Betracht kommen: Einmal die Zunahme des Druckes mit der Tiefe, dann die Änderung des Kohlensäurepartialdruckes, und schließlich, worauf mich Herr Geheimrat Linck aufmerksam machte, ist es denkbar, daß in der Nähe der Oberfläche durch die stärkere Wasserbewegung das Ammoniumkarbonat oder das Magnesiumkarbonat leichter herausgespült wird als in größeren Tiefen. Welcher dieser Faktoren aber hierbei die entscheidende Rolle spielt, kann erst entschieden werden durch Analyse eines umfangreichen Materials unter genauer Berücksichtigung von Meerestiefe, Entfernung von der Küste und Strömungen.

Die vorstehenden Ausführungen sind natürlich nur ein erster Versuch, über die Magnesiumablagerung bei den Kalkalgen Klarheit zu gewinnen. Wie viele wichtige Fragen noch ihrer Lösung harren, ist überall angedeutet.

Dem Preußischen Ministerium für Volksbildung danke ich für die Gewährung eines Freiplatzes an der Zoologischen Station Neapel im Frühjahr 1932. Ebenso danke ich bestens dem Leiter der Station, Herrn Prof. Dr. R. Dohrn, dafür, daß er mir in lebenswürdigster Weise alle Arbeitsmittel der Station stets zur Verfügung stellte.

Literatur.

- Andrée, K., Geologische Tätigkeit der Organismen. In: Salomon, Grundzüge der Geologie, I, 715—790. Stuttgart 1924.
- Arens, K., Zur Kenntnis der Karbonatassimilation der Wasserpflanzen. *Planta*, **10**, 814—816 (1930).
- Bär, O., Ein Beitrag zum Thema Dolomitentstehung. *Centralbl. f. Min. usw.*, 1932, A, 46—62.
- Bouvier, Analyse de la Coralline, *Cor. officinalis* de Linnaeus. *Ann. de chimie*, **8**, 308—318 (1791). (Zit. nach Bütschli.)
- Bütschli, O., Untersuchungen über organische Kalkgebilde. *Abh. d. Ges. d. Wiss. Göttingen, N. F.*, **6**, Nr. 3. Berlin 1908, 177 S.
- Clarke, F. W. and Wheeler, W. C., The inorganic constituents of marine invertebrates. United States Geological Survey, Profess. Paper 102. Washington 1917, 56 p.
- Damour, A. A., Sur la composition des Millépores. *Bull. de la Soc. Géol. Paris*, **7**, 675—678 (1849—50). (Zit. nach Bütschli.)
- Note sur la composition des Millépores et de quelques Corallinées. *Compt. rend. Acad. scienc. Paris*, **32**, 253—255 et 362—369 (1851). (Zit. nach Bütschli.)
- Fischer, A., Über das Vorkommen von Gipskristallen bei den Desmidiaceen. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **14**, 133—184 (1884).
- Högbom, A. G., Über Dolomitbildung und dolomitische Kalkorganismen. *Neues Jahrb. f. Min. usw.*, 1894, I, 262—274.
- Leitgeb, H., Die Inkrustation der Membran von *Acetabularia*. *Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl.*, **96**, I, 13—37 (1888).
- Linck, G., Über die Bildung der Kalksteine. (Vortrag.) Jena 1909. (S.-A. aus *Naturwiss. Wochenschr.*, N. F., **8**, Nr. 44.) (1909a.)
- Über die Entstehung der Dolomite. *Zeitschr. d. D. Geol. Ges.*, **61**, Monatsber. 230—241 (1909). (1909b.)
- Über die Bildung der Carbonate des Calciums, Magnesiums und Eisens. *Doelter, Handb. d. Mineralchemie*, I, 113—138. Dresden u. Leipzig 1911.
- Karbonatgesteine. *Handwörterb. d. Naturwiss.*, **5**, 683—690 (1914).
- Meigen, W., Eine einfache Reaktion zur Unterscheidung von Aragonit und Kalkspat. *Centralbl. f. Min. usw.*, 1901, 577—578.
- Beiträge zur Kenntnis des kohlensauren Kalkes. *Ber. d. Naturforsch. Ges. Freiburg i. B.*, **13**, 40—94 (1903).
- Karbonatgesteine, Reaktionen zur Unterscheidung der Erdalkalikarbonate. *Handwörterb. d. Naturw.*, **5**, 690—692 (1914).
- Niggli, P., *Lehrbuch der Mineralogie*. Berlin 1920.
- Rosza, M., Die Entstehung des Dolomits vom Gesichtspunkte der Sedimentation primären Magnesiumkarbonats. *Centralbl. f. Min. usw.*, 1926, A, 217—233.
-

Sauerstoffpotential und Eiweißumsatz im Laubblatt.

Von Kurt Mothes (Halle a. d. S.).

Mit 8 Abbildungen im Text.

A. Fragestellung.

In früheren Untersuchungen habe ich dargelegt, welche zentrale Stellung der Eiweißstoffwechsel im Lebensablauf des Laubblattes einnimmt. Der besondere physiologische Charakter der Eiweißkörper wird durch die Tatsache erhellt, daß ein Minimum an Eiweißgehalt im lebenden Gewebe nicht unterschritten werden darf, ohne irreversible, schwere, zwangsläufig zum Tode führende Schädigungen auszulösen. Auch konnten einige Bedingungen gefaßt werden, die den Eiweißumsatz in der Richtung der Synthese oder des Abbaues beeinflussen. So nenne ich Kohlehydrat- (KH-) Hunger und mangelnde Wassersättigung als Ursache der Proteolyse. Der Mechanismus dieses Zusammenhanges blieb aber bisher unerklärt, und es blieben auch zahlreiche Fälle undurchsichtig, in denen die Steuerung des Eiweißumsatzes unabhängig von den eben genannten Faktoren und oft im Gegensatz zu ihnen erfolgte. Ich erinnere an den Rhythmus des Tages- und Nachtstoffwechsels im Blatt, der selbst bei Wassersättigung und KH-Überfluß zu beobachten ist, an die Eiweißsynthese im reifenden Samen, die der „Entwässerung“ parallel läuft, an den Eiweißabbau in Blüten (Schumacher) und in Laubblättern blühender Pflanzen (Smirnow, Mothes, Tr. Schulze). Wir haben nach den hier wirkenden Ursachen gefragt und besonders darauf geachtet, ob nicht trotz der Verschiedenheit der äußeren Bedingungen im Grunde der gleiche Mechanismus bei der Steuerung des Eiweißstoffwechsels wirksam ist.

Beim Verfolgen dieses Problems stieß ich immer wieder auf die zentrale Stellung des Sauerstoffs im Eiweißstoffwechsel. Ich habe gefunden, daß Sauerstoffmangel die Proteolyse im pflanzlichen Gewebe enorm steigert, daß Sauerstoffreichtum aber bei genügendem Vorrat an Baumaterial die Proteinsynthese fördert und den Abbau hemmt. Zalesky ist durch seine wichtigen Untersuchungen über die Eiweißsynthese in austreibenden und zerschnittenen Zwiebeln vorangegangen, wenn auch die Deutung des Mechanismus der Sauerstoffwirkung eine Erweiterung und eine Korrektur erfahren

muß, was in gewisser Beziehung auch von Palladin gilt, der vom anaeroben Charakter der Proteasen gesprochen hat.

Das Ziel meiner Untersuchungen ist, die Regulationen des Eiweißstoffwechsels im gesamten Organismus zu verstehen. So sehr ich mir selbst darüber im klaren bin, daß die Auffindung eines Mechanismus durch möglichst auf ein Organ beschränkte Untersuchungen gefördert werden muß, stand darüber hinaus die stoffwechselphysiologische Beziehung aller Organe einer Pflanze im Vordergrund des Interesses. Die vorerst noch geheimnisvollen stoffwechselphysiologischen Korrelationen, die im lebenden Organismus bestehen und ihn charakterisieren, zwingen den Physiologen zur Auffassung der Pflanze als Ganzheit und ergeben besondere Aufgaben. Um diesen in bescheidenem Maße gerecht werden zu können, war es nötig, verschiedenste Organe in verschiedenen Entwicklungsstadien in Versuche einzubeziehen; so arbeitete ich mit Laubblättern, unterirdischen Reservestoffbehältern, reifenden Samen und Früchten, keimenden Samen. Hier sollen zunächst die Versuche dargestellt werden, die sich auf grüne Blätter beziehen. In Kürze wird eine weitere Arbeit folgen. Doch sei schon gesagt, daß die hier ermittelten Ergebnisse auch für andere Organe grundsätzliche Gültigkeit haben.

B. Grundversuche zur Eiweißsynthese im grünen Blatt.

Um im grünen Blatt Eiweißsynthese zu erzwingen, müssen die nötigen Bausteine gegeben sein. Diese können auf zwei verschiedenen Wegen den Zellen zur Verfügung gestellt werden. Einmal durch vorherigen Eiweißabbau. Jedoch befriedigt dieser Weg nicht. Der biologische Eiweißabbau führt nicht zu einem den Eiweißen entsprechenden Gemisch der Bausteine. Vielmehr werden diese — je nach ihrer physiologischen Eigenart verschieden schnell — weiter verändert, vor allem oxydiert. Das Ergebnis eines biologischen Eiweißabbaus ist also ein Gemisch sowohl von primären als auch von sekundären Abbauprodukten und im allgemeinen schwer definierbar. Im Plane dieser Untersuchung liegt aber, die Synthese einigermaßen genau zu kontrollieren. Die Natur der Bausteine muß deshalb bekannt sein. Aus diesem Grunde mied ich den ersten Weg.

Der zweite Weg war durch die Infiltration von Lösungen gegeben. Die Grundlagen dieser Methode habe ich in einer besonderen Arbeit dargestellt (1933). Ich schließe mich dabei in einigen Punkten an Björkstén an, der in außerordentlich kurz-

dauernden (sechsstündigen) Versuchen bei Infiltration geeigneter Substanzen eine beträchtliche Eiweißsynthese im Blatt feststellen konnte. Trotz mannigfacher Bemühungen war es mir zunächst nicht möglich, diese Versuche Björkstens ohne weiteres zu reproduzieren. Ich werde unten noch darlegen, warum das infiltrierte Blatt in den ersten Stunden nach der Infiltration vor der endgültigen Rückkehr in den normalen Zustand (mit luftgefüllten Interzellularen) nicht zur Synthese von Eiweiß in der Lage ist. Die Ergebnisse Björkstens habe ich auf methodische Mängel zurückzuführen versucht, über die ich mich an anderer Stelle geäußert habe (vgl. 1933 und Ztschr. f. Bot., Bd. 24, 620, 1932). Eine Nachberechnung der Björkstenschen Angaben hat aber neue Schwierigkeiten für die Ausdeutung seiner Versuche gebracht.

So meint Björksten, daß bei Infiltration von 0,01 mol. Harnstoff u. U. ein Zuwachs von Eiweiß-N in Höhe von 3,4; 2,1; 5; 8 usw. mg (vgl. Versuch 13, 24, 25, 26) pro 1 g Trockensubstanz eintreten kann. Nach meinen Versuchen entspricht 1 g Trockensubstanz bei jungen Weizenblättern etwa 10–13 g Frischgewicht. In 13 g Frischgewicht Blattsubstanz können durchschnittlich 6 g wäßriger Flüssigkeit (oft nur weniger) infiltriert werden. 6 g 0,01 mol. Harnstofflösung entspricht 1,68 mg N. Der Gewinn an Eiweiß-N liegt demnach u. U. um ein Vielfaches höher als die wirkliche N-Zufuhr. Eine Erklärung dieser Björkstenschen Ergebnisse kann von mir aus nicht gegeben werden. Das Verdienst Björkstens, als erster die Anwendbarkeit der Infiltrationsmethode instruktiv dargestellt zu haben, bleibt durch diese Kritik ungeschmälert.

In unseren Versuchen gingen wir so vor, daß die infiltrierten Blätter zunächst ans Licht gebracht wurden, bis sie durch Transpiration ihr ursprüngliches Frischgewicht erreicht hatten. Dann kamen sie in feuchtigkeitsgesättigte Atmosphäre (vgl. 1933). Im allgemeinen gehen wir von N-Hungermaterial aus, das durch Anzucht auf mit N-freier Nährlösung durchtränktem Sand erhalten wurde. Als N-freie Nährlösung benutzten wir Pryanischnikowsche Lösung ohne NH_4NO_3 . Die zu infiltrierenden Lösungen werden auf ihre Azidität geprüft und in jeder Versuchsserie einheitlich abgestimmt. Die Versuchspflanzen entstammen genetisch einheitlichem Samenmaterial.

Es wird zunächst die Abhängigkeit der Eiweißsynthese von der Zeit und von der Konzentration untersucht. Das Blattmaterial wird von N-Hungerpflanzen genommen. Die Versuche laufen während ihrer ganzen Dauer bei normaler Tagesbeleuchtung im diffusen Licht eines Nordfensters.

1. Versuch¹⁾: Zea Mays: Am Licht gezogene N-Hungerpflanzen, 4 Wochen alt. In jeder Versuchsreihe werden einheitlich aussehende, etwa gleichalte Blätter

1) Die analytischen Methoden entsprechen denen meiner früheren Arbeiten. Die Eiweiße werden durch Silicowolframsäure gefällt.

verwendet. Zu jeder Analyse dienen durchschnittlich 20 g Frischgewicht. Die Zeitangaben sind von der Infiltration an gerechnet. Die Versuche werden morgens 8^h angesetzt. Die „Entwässerung“ ist gegen 12^h beendet. (Tab. I. Versuch 1a—1i.)

2. Versuch: Triticum vulgare: Am Licht gezogene N-Hungerpflanzen. 3 Wochen alt. Zu jeder Analyse werden 12 g Frischmaterial verwendet. Sonst wie Versuch 1 (Tab. I, 2a—2b).

3. Versuch: Die Pflanzen werden (a) auf N-armem Substrat, (b) auf N-reichem Substrat angezogen. Sonst wie Versuch 1. Zur Verwendung gelangen junge Blätter von Zea Mays und Phaseolus multiflorus. Bei Phaseolus werden aus dem Primärblattpaar 4 physiologisch einheitliche Blatthälften gewonnen und zu den 4 Analysen verarbeitet. Infiltriert werden einheitlich 0,1 mol. Harnstoff und 0,1 mol. Glukose (Tab. II).

Tabelle I¹⁾.

Eiweißsynthese bei Zea und Triticum in der Abhängigkeit von der Zeit und der Konzentration.

Infiltrierte Lösungen.				bezogen auf 10 g Frischgewicht						
Konzentration in mol.				mg N	mg Eiweiß-N nach Stunden					
p _H = 6,2				infiltriert (durchschnittl.)	0	6	12	24	36	48
Versuch 1	a	Harnstoff 0,01	Glukose 0,005	1,45	32,4	32,9	31,7	32,1	—	—
	b	- 0,01	- 0,1	1,60	29,2	—	29,3	31,1	—	—
	c	- 0,05	- —	7,9	31,4	31,0	33,1	—	37,2	—
	d	- 0,05	- 0,1	7,2	30,9	—	—	—	37,0	—
	e	- 0,05	- 0,2	8,1	31,1	—	—	—	35,4	—
	f	- 0,1	- —	15,8	30,5	—	—	—	—	40,9
	g	- 0,1	- 0,1	16,5	31,9	—	32,4	35,7	39,4	42,2
	h	- 0,1	- 0,2	15,6	32,3	—	—	—	—	39,4
	i	- 0,2	- 0,1	31,4	30,7	—	—	—	37,6	—
Versuch 2	a	Harnstoff 0,01	Glukose 0,005	1,7	27,2	26,9	27,3	—	27,6	—
	b	- 0,05	- 0,1	8,9	26,9	27,1	27,0	—	32,9	—

Tabelle II.

Eiweißsynthese in N-armen und N-reichen Blättern.

		auf 10 g Frischgewicht bezogen				
Material		infiltriert mg N	mg Eiweiß-N nach Stunden			
			0	6	12	24
A Zea	a N-arm	17,1	25,7	26,1	26,9	30,2
	b N-reich	15,8	55,8	52,9	54,7	56,2
B Phaseolus	a N-arm	13,7	36,3	35,8	37,4	43,2
	b N-reich	13,2	68,9	65,3	69,5	71,7

1) Alle N-Werte sind in mg. Frischgewichte in g. Konzentrationen der Lösungen in mol angegeben.

Die Versuche 1 und 2 ergeben, daß die Konzentration von 0,01 mol. Harnstoff, wie sie Björkstén verwendet hat, zu niedrig ist, um einwandfreie Ergebnisse bei unserem Material zu erhalten. Dabei muß bedacht werden, daß der N-Gehalt pro 10 g Frischgewicht auch bei sorgfältiger Auswahl äußerlich einheitlichen Materials um 1—2 mg schwanken kann, wie das aus Kontrollversuchen hervorgeht. Wir haben deshalb mindestens 0,05 mol Harnstofflösung verwendet. Ob der Zucker bei diesen belichteten Blättern zur Eiweißsynthese nötig ist, geht aus den Versuchen nicht eindeutig hervor. Jedenfalls ist der Einfluß nicht sehr groß (vgl. Tab. I 1c mit 1d). Hohe Gesamtkonzentration hemmt offenbar die Synthese (Tab. I 1c im Vergleich zu 1d, oder 1h zu 1g). Es ist unwahrscheinlich, daß bereits 6 Stunden nach der Infiltration eine Eiweißsynthese eingetreten ist. Die Werte zeigen eine gewisse Streuung, jedenfalls nicht immer Zunahmen, sondern auch Abnahmen. Da nun N-reiche Blätter bei Infiltration in den ersten 6 Stunden eine u. U. erhebliche Proteolyse aufweisen (Tab. II Ab und Bb), so können wir annehmen, daß im infiltrierten Zustande die Synthese gehemmt ist und die Tendenz zum Eiweißabbau vorherrscht. Bei N-Hungerblättern tritt das nicht deutlich hervor, weil der Eiweißgehalt ein Minimum darstellt, bei dem ein Abbau experimentell nur schwer zu erzwingen ist. Meine früheren Arbeiten bringen bereits genügend Beispiele für dieses Verhalten der Blätter. Jedenfalls erscheint es mir unwahrscheinlich, daß bereits nach 6 Stunden eine Eiweißsynthese exakt beobachtet werden kann. Ich werde deshalb vorziehen, mit 24- oder 36 stündigen Versuchen zu arbeiten. Der 36 stündige Versuch empfiehlt sich vor allem dann, wenn man bei normaler Tagesbeleuchtung arbeitet. Man kann dann eine 2. Lichtperiode ausnützen. Das ist von großer Bedeutung, wie unten noch dargelegt werden wird.

Damit ist zunächst erwiesen, daß im Infiltrationsversuch eine relativ schnelle Eiweißsynthese in N-armen Blättern erzwungen werden kann und daß diese Synthese erst nach Aufhebung des abnormalen Zustandes der Ausfüllung der Interzellularen mit Flüssigkeit einsetzt.

Wir haben einige weitere Versuche angestellt, um die Abhängigkeit der Eiweißsynthese von der N-Quelle zu prüfen. In Tab. III sind die Versuche 4—9 dargestellt. In allen Fällen handelte es sich um Blätter von am Licht gezogenen N-Mangelpflanzen. Bei *Phaseolus* wurden wie oben die Primärblätter benützt, die vier einheitliche Portionen liefern, bei *Nicotiana glauca* (mittlere Blätter von

70 cm hohen Pflanzen) konnten mit Hilfe der Blatthälftenmethode nur zwei einheitliche Portionen gewonnen werden. Die infiltrierten Lösungen wurden auf p_H 6,2 abgestimmt. Die Versuche liefen in diffusem Tageslicht bei etwa 20° C.

Tabelle III.

Phaseolus multiflorus		Versuch 4						Versuch 5					
Infiltrierte Lösungen in mol. Konzentration	Analyse nach Stunden	Frisch- gewicht	N infiltr.		Eiw.-N		Frisch- gewicht	N infiltr.		Eiw.-N			
			abs.	in 10 g Fr.-Gew.	abs.	in 10 g Fr.-Gew.		abs.	in 10 g Fr.-Gew.				
Glukose 0,1 mol.	0	24,3	—	—	85,5	35,1	20,4	—	—	67,7	33,2		
0,1 "	36	25,5	—	—	89,8	34,8	21,1	—	—	71,5	33,9		
(NH ₄) ₂ SO ₄ 0,1 mol. "	36	23,9	33,0	13,8	106,3	44,5	21,0	26,7	12,7	87,5	41,7		
NH ₄ NO ₃ 0,1 " "	36	24,7	35,3	14,3	115,7	46,8	20,5	27,1	13,2	90,5	44,1		
Phaseolus multiflorus		Versuch 6						Versuch 7					
H ₂ O	0	18,2	—	—	46,2	25,4	26,3	—	—	87,0	33,1		
NH ₄ NO ₃ 0,1 mol. Glukose 0,1 mol.	36	19,1	31,0	16,2	70,1	36,7	25,1	35,6	14,2	86,0	34,2		
Harnstoff 0,1 " "	36	18,5	29,2	15,8	64,3	34,8	27,1	40,6	14,9	88,5	32,6		
Amm.laktat 0,2 mol. " "	36	18,4	30,5	16,8	68,2	37,1	26,5	37,4	14,1	94,0	35,4		
Nicotiana platana		Versuch 8						Versuch 9					
Harnstoff 0,05 mol. Glukose 0,1 mol.	36	27,8	23,6	8,5	90,0	32,4	31,4	22,3	7,1	96,0	29,6		
Amm.laktat 0,1 " " 0,05 "	36	28,6	25,5	8,9	98,7	35,1	30,7	20,9	6,8	96,0	31,3		

Aus diesen Versuchen ergibt sich, daß Ammoniumnitrat und Ammoniumlaktat dem Sulfat und dem Harnstoff insofern überlegen sind, als bei ihnen die Eiweißsynthese schneller eintritt. Es soll hier nicht untersucht werden, worauf diese Erscheinung beruht; es müßte sowohl die Frage der Permeabilität dieser Stoffe wie ihre spezifische physiologische Reaktion näher ins Auge gefaßt werden. Das führt von unserem Thema ab. Die Versuche zeigen jedenfalls ganz eindeutig, daß erhebliche Eiweißzunahme bei Infiltration von Ammoniumsalzen eintritt. Es ist damit die Grundlage gegeben, die Bedingungen dieser Eiweißsynthese zu untersuchen. Die Eiweißsynthese aus NH₃ geht aber nicht in einem Schritt, sondern besteht aus einer Kettenreaktion. Wir haben keinen Grund, an den Auffassungen E. Fischers zu zweifeln und halten für bewiesen, daß die Eiweiße aus Aminosäuren aufgebaut werden. Die andersartigen Auffassungen von Loev und Huppert haben keinerlei experimentelle Begründung erfahren können. Auch die unten anzuführenden Experimente sprechen eindeutig zugunsten der Fischerschen Theorie. Chemisch ist die letzte Stufe der Eiweißsynthese, die peptidartige Verknüpfung der Aminosäuren,

ein fundamental anderer Prozeß als die Bildung der Aminosäuren aus NH_3 und N-freien Verbindungen. Die Frage nach den Bedingungen der Eiweißsynthese muß also eingeengt werden. Wie oben schon bemerkt, will ich besonders die Frage nach der Synthese der Eiweiße aus Aminosäuren behandeln und den umgekehrten Prozeß, die Proteolyse. Denn die letzte Stufe der Synthese und die erste des Abbaus sind für den Eiweißstoffwechsel entscheidend.

Wenn wir die Verknüpfung der Aminosäuren zu Eiweiß studieren wollen, sind wir vor große Schwierigkeiten gestellt. Die Eiweiße sind in den verschiedenen Organismen chemisch verschieden: sie enthalten nicht allein nicht dieselben Aminosäuren, sondern sie enthalten sie auch in einem mengenmäßig verschiedenen Verhältnis. Selbst innerhalb eines Organismus sind beträchtliche Unterschiede einzelner Eiweiße nachzuweisen. So fand ich (1929), daß die Reserveproteine der Koniferensamen beträchtlich reicher an Arginin sind als die Proteine der Keimlinge. Klein und Tauböck bestätigten diesen Befund. Daraus geht schon hervor, daß es für unsere Experimente das beste wäre, man könnte die Hydrolysate der art- und organspezifischen Eiweiße selbst verwenden. Oben wurde schon gesagt, daß auf dem Wege des biologischen Abbaus die Hydrolysate nicht in unverändertem Zustand geliefert werden. Erzwingen wir z. B. im Blatt Proteolyse, so unterliegen die Aminosäuren sofort sekundären Veränderungen, vor allem Oxydationen. Totaler Abschluß von Sauerstoff und gleichzeitige Narkose, die diese sekundären Veränderungen weitgehend verhindern könnten, schädigen aber das Blatt so, daß es zu einer Rückbildung der Eiweiße aus den Spaltprodukten unfähig wird. Wir konnten also das natürliche Reaktionsvermögen des Organismus nur in beschränktem Maße in den Dienst unserer Aufgabe stellen. So waren wir gezwungen, die Eiweiße aus dem Organismus zu extrahieren, in vitro zu hydrolysieren und die so erhaltenen Aminosäurengemische erneut zu infiltrieren. Ohne Zweifel sind die Blatteiweiße selbst das beste Ausgangsmaterial. Doch stellen sich deren Darstellung trotz der bahnbrechenden Arbeiten von Chibnall (1921, 1924) noch erhebliche Schwierigkeiten entgegen. Der Materialverbrauch ist groß und die Ausbeute klein. Wir haben uns darauf beschränken müssen, lediglich bei *Phaseolus* den Weg Chibnalls zu beschreiten. Wir erhielten ein Eiweiß, das nur 12,4% N enthielt. Der Eiweiß-N machte nur etwa 18% des Gesamt-N des Bohnenblattes aus. Das Präparat war also kaum als rein zu bezeichnen und repräsentierte auch nur einen Teil der Blatteiweiße. Es besteht wohl kaum ein Zweifel, daß

die Blätter verschiedene Eiweiße enthalten und daß das von Chibnall bzw. von uns dargestellte ein bestimmt qualifiziertes ist. Es ist zu den Glutelinen zu rechnen.

Die meisten Versuche mußten wir mit Globulinen anstellen, die aus den entsprechenden Samen gewonnen wurden. Wir beschränkten uns auf die Reserveglobuline von *Phaseolus multiflorus* und *Nicotiana tabacum*. Von *Phaseolus* war ein Samenglobulinpräparat im Institut vorrätig (von der Fa. Kahle). Es enthielt 15,2% N. Ein weiteres Präparat wurde nach der Methode von Osborne hergestellt. Die Samen wurden mit 10% NaCl-Lösung bei schwach alkalischer Reaktion extrahiert, der Extrakt wurde bei Gegenwart von Thymol-Toluol bis zur Kristallisation des Globulins dialysiert. Das Protein enthielt 14,1% N.

Aus *Nicotianasamen*, die mittels Petroläther entfettet wurden, wurde ebenfalls nach Osbornes Methoden ein Globulin dargestellt. Wir benützten 8% NaCl-Lösung. Das kristallisierte Globulin zeigte 14,6% N.

Da das Tabakglobulin vor kurzem von Vickery beschrieben worden ist, verweisen wir auf seine Arbeit. Seine Darstellungsmethoden weichen nur unwesentlich von den unseren ab, was für die hier zu behandelnden Fragen ohne Bedeutung ist.

Die Hydrolyse der Eiweiße erfolgte im siedenden Wasserbad am Rückflußkühler mit der 20fachen Menge einer 18%igen Schwefelsäure. Mit Rücksicht auf diese geringe Konzentration wurde die Proteolyse 36 Stunden lang durchgeführt. Die Schwefelsäure wurde aus dem Hydrolysat mittels Ba(OH)_2 , das Baryum mittels CO_2 entfernt. Filtrat und Washwasser wurden bei 45° C im Vakuum eingedampft, dann erneut filtriert und so verdünnt, daß der N-Gehalt einer 0.2 mol. NH_3 -Lösung entsprach. Der pH aller Hydrolysate wurde einheitlich auf 6,2 gebracht (mit NH_3 oder Phosphorsäure).

Mit solchen Hydrolysaten haben wir Infiltrationen vorgenommen, natürlich nur in Blättern der den Eiweißhydrolysaten zugehörigen Arten. In den Versuchen 10—15 gelangten lediglich Samenglobuline zur Verwendung. Das Blattmaterial entstammte in allen Versuchen N-Mangelpflanzen, wie schon aus den niederen Eiweißwerten hervorgeht, und wurde durch 2 tägige Verdunkelung C-arm gemacht.

In der Tab. IV sind nun einige Versuche aufgeführt, die über die Brauchbarkeit einzelner organischer Ammoniumsalze, einiger Aminosäuren und von Aminosäuregemischen Aufschluß geben. Über die Wahl physiologisch einheitlichen Materials gilt dasselbe, was schon bei den ersten Versuchen geschrieben worden ist. Alle Versuche laufen bei diffuser Tagesbeleuchtung.

Tabelle IV.

Eiweißsynthese aus Eiweißhydrolysaten, Aminosäuren und Ammoniumlaktat.

Versuch	Analyse nach Stunden	10. Phaseolus m.			13. Nicotiana tab.		
		Frisch- ge- wicht	in 10 g Frischgewicht		Frisch- ge- wicht	in 10 g Frischgewicht	
			infiltr. N	Eiw.-N		infiltr. N	Eiw.-N
H ₂ O	0	22,4	—	23,5	—	—	—
Amm. lactat 0,2 mol.	36	20,8	12,6	31,5	29,8	15,2	39,8
" pyruvinat "	36	21,7	13,4	26,8	31,0	14,9	34,4
Alanin	36	20,5	13,1	29,0	—	—	—
		11. Phaseolus m.			14. Nicotiana tab.		
H ₂ O	0	18,5	—	27,5	35,4	—	34,7
Amm. lactat 0,2 mol.	36	17,9	13,6	34,5	—	—	—
Eiw.-Hydrolysat (0,2 mol.) . .	36	17,9	12,9	37,8	34,7	15,8	45,9
" " (0,2 ")	36	18,1	13,5	38,0	—	—	—
		12. Phaseolus m.			15. Nicotiana tab.		
Eiw.-Hydrolysat 0,2 mol. . . .	0	25,6	13,2	26,4	40,1	14,4	29,5
" " 0,2 "	12	24,8	12,9	28,7	—	—	—
" " 0,2 "	24	24,8	12,6	34,9	38,7	14,0	41,1
" " 0,2 "	36	25,1	12,9	36,2	—	—	—

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß brenztraubensaures Ammonium als Ausgangssubstanz für die Eiweißsynthese dem milchsäuren Ammonium nachsteht. Vielleicht hängt dies mit den giftigen Eigenschaften der Brenztraubensäure zusammen. Alanin steht in der Wirkung dem milchsäuren Ammonium nach. Es braucht hier nicht erörtert zu werden, daß wir auf Grund bisher vorliegender Arbeiten annehmen müssen, daß — wenn nur eine Aminosäure geboten wird, — diese zunächst in Ammoniak und eine N-freie Substanz aufgespalten wird. Die Synthese der C-Ketten für die einzelnen Aminosäuren geht mit großer Wahrscheinlichkeit über die Brenztraubensäure, deren zentrale Stellung im gesamten intermediären C-Stoffwechsel immer wieder bestätigt wird (vgl. Bernauer). Die Annahme Björkstens, als erstes Produkt der N-Assimilation erscheine die α -Aminoacrylsäure ($\text{CH}_2 = \text{C} \cdot \text{NH}_2 \cdot \text{COOH}$), hat m. E. nur bedingte Wahrscheinlichkeit. Für die Synthese des Serins und des Alanins ist die Björkstenske Auffassung annehmbar. Sie hat dann den Vorteil, daß sie von der sehr reaktionsfähigen Enolform der Brenztraubensäure ausgeht ($\text{CH}_2 =$

COH·COOH). Was aber die übrigen Aminosäuren betrifft, so möchte ich annehmen, daß sie nicht durch Kondensationsvorgänge aus „einfachsten“ N-haltigen Eiweißbausteinen hervorgehen, sondern daß zunächst die entsprechenden N-freien C-Ketten gebildet werden, in die dann die Aminogruppe eintritt. Ein instruktives Beispiel hierfür finden wir in der Synthese der Asparaginsäure (vgl. Mothes, 1933).

Theoretisch und mit Rücksicht auf die weiteren Versuche praktisch wichtig ist das Ergebnis, daß Aminosäurengemische wesentlich schneller zur Eiweißsynthese führen als einzelne Aminosäuren oder organische Ammoniumsalze. Man kann dies nicht auf schnelleres Eindringen der Aminosäurengemische zurückführen. Vielmehr wird eine schnellere Reaktionsfähigkeit den Erfolg entscheiden.

Ergebnisse:

Durch Infiltration geeigneter N- und C-Verbindung lassen sich im N-Mangelblatt schnell Eiweißsynthesen von solchem Ausmaß erzielen, daß eine Untersuchung der Bedingungen, unter denen dieser Prozeß abläuft, möglich erscheint. Besonders bewähren sich Aminosäurengemische, wie sie sich in den Hydrolysaten der Reserveeiweiße derselben Pflanzen finden. Während der Dauer des infiltrierten Zustandes (bis zu 6 Stunden) ist eher ein Eiweißabbau zu beobachten. Die ersten deutlichen Zeichen einer Synthese sind bei Infiltration von Aminosäurengemischen nach 12 Stunden feststellbar.

C. Sauerstoffspannung und Eiweißsynthese.

Wir gehen nun dazu über, die Bedingungen der Eiweißsynthese — insbesondere aus Aminosäurengemischen — zu behandeln und beginnen mit dem Sauerstoff. Obwohl der Aufbau der Proteine aus fertigen Aminosäuren kein oxydativer Prozeß ist und auch keine erheblichen Energiemengen verbraucht, wird die Eiweißsynthese ausgesprochenermaßen vom Sauerstoffdruck beeinflusst.

Versuch 16—21: In allen Fällen (auch bei den Kontrollportionen!) sind Eiweißhydrolysate mit einem N-Gehalt entsprechend einer 0,15 bzw. 0,2 mol. NH_2 -Lösung infiltriert worden. Das Blattmaterial entstammt (wie oben) N-Mangelpflanzen; es wurde bis zum Versuch unter guten Lichtverhältnissen gehalten, ist also genügend mit C-Reserven versehen. Die Versuchszeiten sind erst von der Stunde der totalen Entwässerung an gerechnet. Auch die Kontrollportion wird erst nach der Entwässerung analysiert. Dieses Verfahren machte sich deshalb nötig, weil im Gegensatz zu den oben mitgeteilten Versuchen in den folgenden die Blätter nach der am Lichte erfolgenden Entwässerung ins Dunkle gebracht werden und nicht im

Lichte verbleiben. Das geschieht, um die Beeinflussung der O_2 -Spannung im Blatte durch die Photosynthese auszuschalten, worüber unten noch einiges gesagt wird. Die O_2 -Spannung wird durch Mischung von O_2 und N_2 hergestellt. Die Blätter befinden sich in luftdicht verschlossenen geräumigen Exsikkatoren. Die Atmosphäre wird regelmäßig erneuert. Bei völligem O_2 -Abschluß befindet sich am Boden des Exsikkators eine schwach alkalische PyrogallolLösung. In den übrigen Gefäßen befindet sich am Boden 1 % KOH, um etwa störend wirkende Anreicherung von CO_2 in den Blättern zu verhindern. Bei Phaseolus wird wieder mit Blatthälften der Primärblattpaare gearbeitet, so daß sich vier physiologisch einheitliche Versuchsportionen gewinnen lassen. Bei Nicotiana wird immer nur mit zwei Blatthälftenportionen gearbeitet. Es werden pro Analyse 23–27 g Frischgewicht verwendet. Infiltriert werden in 10 g Frischgewicht bei 0,2 mol. Lösung etwa 14 mg, bei 0,15 mol. etwa 11,5 mg N. Wir begnügen uns unter Verweis auf die oben gegebenen Tabellen, nur die relativen Eiweißwerte pro 10 g Frischgewicht zu geben.

Tabelle V.

Einfluß der Sauerstoffspannung auf die Eiweißsynthese aus
Eiweißhydrolysaten im Dunkeln; Temperatur 22° C.
(Die Zahlen bedeuten mg Eiweiß-N pro 10 g Frischgewicht.)

	Versuch	— NH_2 -Konzentration der Eiweiß- hydrosate in mol.	Versuchs- dauer in h	Kontroll- portion sofort	O_2 -Konzentration in %			
					0	etwa 2	20	100
16.	Phaseolus .	0,2	48	26,4	24,1	—	25,2	33,1
17.	" .	0,15	36	27,1	—	22,9	26,4	35,0
18.	Nicotiana .	0,15	48	32,4	27,5	—	—	—
19.	" .	0,15	48	31,2	—	27,9	—	—
20.	" .	0,15	48	32,6	—	—	35,5	—
21.	" .	0,15	48	31,8	—	—	—	38,4

Diese Versuche zeigten uns, daß bei völliger Abwesenheit von Sauerstoff die Blätter schon nach 12 Stunden völlig abgestorben sind (vgl. Grünberg). In diesen ist nach 48 Stunden keinerlei Eiweißsynthese, sondern ein beträchtlicher Eiweißabbau festzustellen. Bei 2% O_2 sind die Blätter nach 48 Stunden noch lebend, aber geschädigt, der Eiweißgehalt ist verringert. Wahrscheinlich spielt dabei die Diffusionsgeschwindigkeit des Sauerstoffs und das Sauerstoffbedürfnis des Blattes eine große Rolle. Deshalb ist zu erwarten, daß sich bei Blättern mit verschiedenen Blattstrukturen (sukkulentes Blatt — Schattenblatt), mit verschiedenem Alter, verschiedenem Stomatazustand wesentliche Differenzen ergeben. Doch können diese Probleme hier nur angedeutet werden. In Luft (etwa 20% O_2) ist im Dunkeln ebenfalls keine oder nur eine sehr geringe Eiweißsynthese festzustellen. Dagegen erreicht die Synthese bei 100% O_2 beträchtliche Werte.

Der fördernde Einfluß einer hohen Sauerstoffspannung auf den Eiweißabbau aus Aminosäuren ist demnach unverkennbar. Aus den Versuchen ergibt sich auch, daß die normale Sauerstoffspannung der Luft nicht oder nur knapp ausreicht, um lebensnotwendige Synthesen im Blatt zu unterhalten. Es bleibt zunächst unentschieden, ob der Eiweißabbau Ursache oder Folge der Schädigung ist. Unten wird gezeigt werden, daß Blätter mit genügend Eiweißreserven 2% O_2 ohne sichtbare Schädigung vertragen. Danach ist anzunehmen, daß der Eiweißabbau im ohnehin N-armen Blatt Ursache der Schädigung ist.

Ergebnis:

Das Blatt bedarf zur Synthese von Eiweißen aus Gemischen von Aminosäuren einer möglichst hohen Sauerstoffspannung. Die Sauerstoffspannung der Luft reicht in den untersuchten Fällen nicht oder kaum aus, um die Eiweißsynthese im Dunkeln zu unterhalten.

D. p_H und Eiweißsynthese.

Wir haben zwei orientierende Versuche vorgenommen, um den Einfluß der Azidität unserer Aminosäurengemische auf die Eiweißsynthese zu überprüfen. Die Eiweißhydrolysate (0,2 mol.- NH_2) werden mittels Milchsäure und Ammoniak auf ein bestimmtes p_H gebracht. Das Blattmaterial ist wie im vorigen Abschnitt beschrieben zubereitet. Die Versuche laufen im Dunkeln 48 Stunden bei 100% O_2 und 22° C (Tab. VI). In Fig. 1 haben wir die relativen Eiweißverbindungen auf

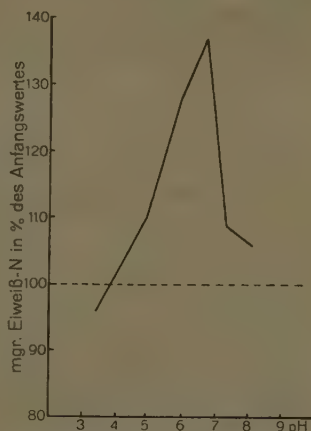


Fig. 1. Eiweißsynthese aus Eiweißhydrolysaten bei verschiedenen p_H (entspricht Tab. VI).

dem Anfangswert = 100 bezogen kurvenmäßig dargestellt. Aus den Versuchen ergibt sich, daß die Eiweißsynthese bei einem p_H 6—7 optimal vor sich geht. Ausgesprochen alkalische Reaktionen und hohe Aziditäten wirken zum Teil hemmend auf die Eiweißsynthese.

Tabelle VI.

Eiweißsynthese aus Eiweißhydrolysaten bei verschiedenem p_H .
(Die Zahlen bedeuten mg Eiweiß pro 10 g Frischgewicht.)

Versuch		Kontroll- analyse	p_H der infiltrierten Hydrolysate					
			3,4	4,9	5,9	6,7	7,3	8,1
22.	Phaseolus	24,9	23,8	—	—	34,3	—	26,4
23.	Phaseolus	26,2	—	28,9	33,4	—	28,5	—

Diese Versuche haben nur orientierenden Charakter und sind zunächst von praktischem Nutzen. Wie schon oben vermerkt, arbeiten wir auf grund dieser Erfahrungen mit Lösungen von p_H 6—6,5. Die Ursache der Abhängigkeit der Eiweißsynthese vom p_H ist nicht ohne weiteres aus diesen zu wenig umfangreichen Versuchen zu ersehen. Zunächst wird das Eindringen der Stoffe durch die Azidität ganz beträchtlich beeinflusst werden. Doch vermute ich, daß dies nicht die einzige Ursache ist. Vielmehr bin ich geneigt anzunehmen, daß das hohe p_H auf das Oxydationspotential von entscheidendem Einfluß ist. Darauf werde ich am Schlusse noch zurückkommen.

Ergebnis:

Die Eiweißsynthese aus Hydrolysaten läuft bei Tabak und Bohne optimal, wenn die Hydrolysate einen p_H von 6—7 haben.

E. Sauerstoffspannung und Eiweißabbau.

Wir haben bisher von Eiweißsynthese gesprochen, ohne den Begriff zu definieren. Es kann kein Zweifel sein, daß „Synthese“ zunächst nur bilanzmäßig zu fassen ist. Wo Aufbau festgestellt wird, heißt das zunächst: Aufbau überwiegt den Abbau. Man kann nicht von vornherein ausschließen, daß auch im Eiweißstoffwechsel Aufbau und Abbau nebeneinander herlaufen (vgl. Mothes 1931, 1926 usw.). Durch Meyerhofs Untersuchungen haben wir das Zusammenspiel einer hydrolytischen und einer synthetischen Reaktion am gleichen System ($\text{Kohlehydrat} \rightleftharpoons \text{Milchsäure}$) kennengelernt. Und das Nebeneinander von Atmung und Assimilation, allerdings zweier chemisch sehr unterschiedlicher irreversibler Prozesse, ist seit langem bekannt. Für den Eiweißstoffwechsel ist der gleichzeitige Ablauf von Synthese und Abbau ebenso oft bestritten wie behauptet worden. Es fehlen eben beweiskräftige Experimente. Selbst die Tierphysiologie, in deren Geschichte das Eiweißproblem eine sehr viel größere Rolle gespielt hat, vermag keine eindeutige Auffassung zu

entwickeln. Wohl beobachtet man im tierischen Organismus einen dauernden Eiweißverbrauch. Bei völligem N-Hunger scheidet selbst der wachsende Organismus im Harn N-haltige Exkrete aus. Doch ist nicht eindeutig erwiesen, ob diese Abbauprodukte lediglich sterbenden „abgenützten“ Zellen entsprechen oder ob sie Ergebnis eines in allen lebendigen Zellen ablaufenden normalen Eiweißabbaus sind. Bei dieser Gesamtlage des Problems laufen theoretische Erörterungen Gefahr, unfruchtbar zu werden. Wir wollen uns deshalb zunächst darauf beschränken, weiteres Material beizutragen.

Aus den in Tab. V beschriebenen Versuchen geht bereits hervor, daß bei niederer Sauerstoffspannung im Blatt Proteolyse festgestellt wird. Exakter müssen wir sagen: bei ungenügender O_2 -Zufuhr überwiegt der Abbau der Proteine den Aufbau. Aus den mitgeteilten Ergebnissen ist zu schließen, daß zwischen negativer und positiver Bilanz des Eiweißumsatzes ein allmählicher Übergang in Abhängigkeit von der O_2 -Konzentration besteht. Fehlt der Sauerstoff vollständig, so sterben die Blätter ab. In den toten Blättern (Versuch 16, 0% O_2) ist die Proteolyse geringer als in den eben noch lebenden (Versuch 17, 2% O_2), die unter O_2 -Mangel leiden. Wir stellen uns vor, daß unter dem Einfluß des Absterbens sekundäre Störungen des Eiweißabbaus einsetzen, vielleicht durch Vermischung von Plasma und Zellsaft infolge Erhöhung der Permeabilität des Tonoplasten.

Aus den Versuchen geht noch keineswegs hervor, wie das Entstehen der positiven Bilanz bei hoher $[O_2]$ und eine negative Bilanz bei geringer $[O_2]$ zu verstehen ist. Es liegt auf der Hand, daß solche Verschiebungen der Bilanz auch dann eintreten können, wenn nur eines der beiden Konten (Aufbau oder Abbau) von der O_2 -Konzentration beeinflusst wird. Wenn z. B. der Eiweißaufbau von der $[O_2]$ völlig unabhängig verläuft, kann man sich die obigen Ergebnisse auch allein so entstanden denken, daß geringe $[O_2]$ die Proteolyse derart intensiviert, daß sie den gleichzeitig vor sich gehenden Aufbau überdeckt: Die Folge ist, daß im Versuch Eiweißabbau festgestellt wird, genauer gesagt eine negative Bilanz. Es könnte aber auch die Proteolyse unabhängig von der $[O_2]$ sein und die Synthese abhängig. Auch so würde das Ergebnis in Tab. V verständlich werden. Es liegen also drei zu prüfende Möglichkeiten vor:

Die Sauerstoffspannung ist von Einfluß

1. auf Eiweißsynthese und auch Eiweißabbau, aber in verschiedener Weise,
2. nur auf den Eiweißabbau,
3. nur auf den Eiweißaufbau.

Mein Bestreben lief deshalb darauf hinaus, im Experiment Aufbau und Abbau zu trennen. Es soll gleich vermerkt werden, daß dies nur in einer Richtung als einigermaßen gelungen bezeichnet werden kann: Aufhebung der Synthese bei gleichzeitigem Fortgang der Proteolyse. Eine Aufhebung der Proteolyse bei gleichzeitigem Fortgang der Synthese ließ sich nicht mit Sicherheit erreichen, da alle Mittel, die die Proteolyse hemmen, auch die Synthese still legen, vielleicht mit Ausnahme der hier zu prüfenden: hoher Sauerstoffkonzentration und hohem p_H .

Als Mittel, die Eiweißsynthese zu unterbinden, zeigten sich zahlreiche Zellgifte geeignet, wenn sie in Konzentrationen angewandt wurden, die den Tod noch nicht bewirken. So haben wir mit Monojodessigsäure, Hydrochinonderivaten u. a. gearbeitet, sind aber immer wieder auf die Anwendung narkotischer Substanzen zurückgekommen (vgl. 1926), weil sie am unspezifischsten wirken, während die übrigen Zellgifte bestimmte chemische Prozesse unterbinden, die für den Eiweißstoffwechsel u. U. nicht ohne direkte Bedeutung sind.

Die Narkose führten wir in ähnlicher Weise wie früher durch. Wir arbeiteten im allgemeinen mit Chloroform, gaben davon $0,8 \text{ cm}^3$ pro Liter-Atmosphäre. Das Blattmaterial (pro Analyse rund 25 g) stammte von N-reichen Pflanzen, die bis zum Versuch bei guter Beleuchtung aufwuchsen, deshalb als C-reich zu bezeichnen sind. Der Versuch läuft im Dunkeln.

Tabelle VII.

Eiweißabbau in narkotisierten Blättern bei verschiedener Sauerstoffspannung. (Eiweiß- und KH-reiche Phaseolusblätter.)
(Die Zahlen bedeuten mg Eiweiß-N pro 10 g Frischgewicht.)

Versuch		Kontrolle	O ₂ -Konzentration in %		
			etwa 2	20	100
24	46 Stunden bei 28° C . . .	73,4	66,3	70,1	71,6
25	52 " " 27° C . . .	81,1	66,8	72,2	76,5

Aus Tab. VII ist nun zu ersehen, daß bei stillgelegter Synthese der Eiweißabbau sich eindeutig von der Sauerstoffkonzentration beeinflußt zeigt. Bei hoher $[O_2]$ ist der Abbau nur sehr gering, bei niedriger sehr erheblich. Sauerstoff hemmt demnach die Proteolyse im intakten Blatt¹⁾. Es ist wahrscheinlich, daß nament-

1) Bereits Palladin hat ähnlichen Feststellungen bei Pilzen und etiolierten Blättern gemacht: „Die proteolytischen Fermente gehören zu den anaeroben Fermenten. Verschiedene oxydierende Reaktionen halten die Arbeit der proteolytischen Fermente auf oder bringen dieselben völlig zum Stillstand.“

lich bei dem länger dauernden Versuch 25 der Eiweißabbau bei 100% O_2 infolge Verbrauchs der KH erfolgt. Damit ist erwiesen, daß von den eben erörterten Möglichkeiten zur Erklärung der Sauerstoffwirkung auf den Eiweißumsatz die dritte ausscheidet. Unbewiesen bleibt, ob nur die Proteolyse oder ob Proteolyse und Synthese durch die $[O_2]$ beeinflußt werden. Da wie schon oben gesagt eine Ausschaltung der Proteolyse bei gleichzeitiger Ungestörtheit der Eiweißsynthese beweiskräftig experimentell nicht gelungen ist — vielleicht überhaupt nicht exakt gelingen kann — haben wir versucht, auf indirektem Wege zu einer Entscheidung zu gelangen (Tab. VIII).

Tabelle VIII.

Eiweißumsatz in narkotisierten und nichtnarkotisierten, mit Eiweißhydrolysat (0,2 mol. $-NH_2$) infiltrierten Blättern bei verschiedener Sauerstoffspannung.

Primärblatthälften von Phaseolus . . .		mg Eiweiß-N auf 10 g Frischgewicht			
Sauerstoffkonzentration		etwa 2 %		100 %	
Versuch		Narkose	normal	Narkose	normal
26	48 Stunden bei 28° C	27,4	29,7	32,4	41,3
27	48 Stunden bei 26° C	24,8	26,2	30,4	38,7
Mittelwerte aus Versuch 26 und 27 .		26,1	28	31,4	40,0
Veränderungen im Eiweiß-N auf 31,4 als Durchschnittsgrundwert bezogen }		- 5,3	- 3,4	0	+ 8,6

Wir haben physiologisch einheitliches C-reiches Blattmaterial (pro Analyse rund 25 g Frischgewicht) von N-Mangel-Phaseolus-Pflanzen mit Eiweißhydrolysaten infiltriert und im Dunkeln in einer entweder 2% oder 100% O_2 ($-N_2$ -)Mischung aufbewahrt, zum Teil mit, zum Teil ohne Chloroformzusatz; Tab. VIII zeigt die Ergebnisse. Da wir auf Grund der in Tab. VII mitgeteilten Versuche annehmen können (vor allem auch unter Berücksichtigung des wenig zur Proteolyse neigenden N-Mangelmateriels), daß bei 100% O_2 und Narkose ein nur sehr geringer Abbau stattgefunden hat, benutzen wir diesen Wert (31,4) als Grundwert. Entsprechend den Ergebnissen in Tab. V wird bei 100% O_2 ohne Narkose eine bedeutende Eiweißsynthese beobachtet, bei 2% O_2 ohne Narkose ein Abbau, der in Narkose noch gesteigert wird. Dabei muß beachtet werden daß in N-Hungerblättern die Proteolyse immer weniger rasch verläuft als in N-reichen (vgl. Tab. VII). Wenn wir nun bei den Durchschnittswerten von Versuch 26 und 27 die Differenzen zwischen den Eiweißwerten einerseits der narkotisierten Blätter

($0 + 5,3 = 5,3$), andererseits der normalen Blätter ($8,6 + 3,4 = 12$) bilden, so fällt auf, daß diese sehr verschieden sind. Wie ist das zu deuten?

Nehmen wir an, daß im Narkoseversuch die Synthese weitgehend unterbunden ist, so gibt der Wert 5,3 an, um wieviel stärker die Proteolyse bei geringer O_2 -Konzentration ist. Bei 100% ist sie, wie oben dargelegt, annähernd null! Nehmen wir weiter an, daß die Narkose die Intensität der Proteolyse selbst unbeeinflusst läßt, so ergeben die Differenzen zwischen normalen und Narkosewerten die wirklichen Maße für die Eiweißsynthese. Diese beträgt sonach bei 2% O_2 ($-3,4 + 5,3$) 1,9 mg N, bei 100% O_2 8,6 mg N. Daraus müßte man den Schluß ziehen, daß niedere Sauerstoffspannung nicht allein die Proteolyse fördert, sondern auch die Synthese hemmt. Danach wird die erste der oben erörterten Möglichkeiten einer Erklärung der Ergebnisse von Tab. V der Wirklichkeit am nächsten kommen.

Doch ist diese Erklärung nicht völlig gesichert; denn wir haben zwei Annahmen machen müssen. Die erste, daß die Synthese in der gewählten Narkose total sistiert ist, wird den wahren Verhältnissen sehr nahe kommen. Die zweite jedoch ist zur Zeit kaum eindeutig zu klären: Wir wissen nicht, ob Narkose eine schon vorhandene Proteolyse steigert. Es ist wohl kaum anzunehmen, daß eine solche Steigerung die großen Differenzen zu erklären imstande ist. Aber eine gewisse Unsicherheit bleibt. Wir haben übrigens ähnliche Verhältnisse auf anderen Gebieten des Stoffwechsels und möchten nur an das Spiel von Assimilation und Atmung erinnern. Auch da hat es großer Anstrengungen bedurft, um zu entscheiden, ob die Atmung im Licht gleich ist der im Dunkeln. Von vielen Autoren wird das in der Tat angenommen. Mancherlei Literaturangaben sprechen aber auch für das Gegenteil (vgl. F. van der Paauw). Ein völlig klarer Beweis ist auch hier noch nicht erbracht.

Ergebnis:

Der Eiweißabbau im gut ernährten, intakten Blatt wird durch niedere Sauerstoffspannung gefördert. Das zeigt sich besonders deutlich bei Ausschaltung der Synthese im Narkoseversuch. Jedoch konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß die positive Eiweißbilanz bei hoher O_2 -Konzentration, wie sie im Abschnitt C festgestellt wurde, nicht allein durch eine verringerte Proteolyse, verursacht ist. Vielmehr sprechen unsere Versuche dafür, daß auch die Synthese des

Eiweißes aus Aminosäuren direkt abhängig ist von der $[O_2]$, indem hohe $[O_2]$ die Synthese fördert.

F. Über die Proteinasen grüner Blätter.

Es gibt mindestens drei echte Proteinasen (vgl. Fortschr. d. Bot. 1, 168 und Graßmann 1932): die Pepsinase, die Eiweißkationen angreift, die Tryptase, die auf Proteinanionen wirkt und das Papain, das isoelektrisches Eiweiß spaltet. Daneben sind namentlich bei Bakterien noch andere Proteinasen bekannt geworden, die eine Mittelstellung zwischen den eben genannten einnehmen. Pepsinase und Tryptase spielen im tierischen Stoffwechsel eine große Rolle. Man findet sie außerhalb der lebenden Zelle im Verdauungstrakt. Die eigentliche Gewebeproteinase des tierischen Körpers entspricht aber dem Papaintyp. Im Organismus der höheren Pflanze finden normalerweise Eiweißumsetzungen nur im Innern der Zelle statt. Soweit Pflanzengewebe bisher untersucht worden sind, ist auch hier die Proteinase dem Papaintyp zuzurechnen¹⁾. Lediglich dort, wo der pflanzliche Organismus eine extrazelluläre Verdauung durchführt, finden wir Ektoproteinase. Diese sind der Pepsinase (*Drosera*: Okahara) bzw. der Tryptase (*Nepenthes*: K. G. und E. Stern) verwandt, wenn auch vielleicht nicht völlig mit ihnen identisch (Holter und Linderstrom).

Über Laubblätter selbst liegen nur wenig Untersuchungen vor (vgl. Tr. Schulze und Mothes). Die Ursache dafür liegt wohl im folgenden: Die Fermentkonzentration im Blatt ist gering; die Proteinase können nur unvollkommen herausgelöst werden und sind — wie noch gezeigt werden wird — sehr empfindlich gegenüber in den Zellen vorhandenen unbekannten Stoffen, mit denen die Fermente bei Zerstörung der vitalen Struktur in Berührung kommen. Zur Bestimmung der proteolytischen Wirkung im Blatt gehen wir von Blattbrei aus, den wir entweder der Autolyse unterwerfen oder mit schwach essigsauerm Glycerin (vgl. Willstätter u. Rona) extrahieren. Wir verwenden die dreifache Menge 80%igen Glycerins auf frische Blattmasse bezogen. In Autolyseversuchen geben wir noch Gelatine oder Kasein zu, da die blatteigenen Eiweiße dem Fermentangriff nur schwer zugänglich sind.

1) Die wichtigsten modernen Untersuchungen auf diesem Gebiete entstammen der Willstätterschen Schule und sind zum größten Teile in dessen „Untersuchungen über Enzyme“ zusammengefaßt. Hervorragenden Anteil haben außer Willstätter, Waldschmidt-Leitz, Graßmann und Ambros. Studiert sind Milchsäfte, Fruchtsäfte von *Carica* und *Bromelia* und *Cucurbita*, Gerstenkeimlinge. Zusammenfassende Darstellung bei Graßmann 1932.

Der fermentative Eiweißabbau durchläuft u. U. rasch mehrere Stufen; für jede Stufe ist der katalysierende Einfluß eines wohl charakterisierten Fermentes feststellbar. Die Stufen heißen:

Protein(—Pepton)—Polypeptid—Dipeptid—Aminosäure.

Bestimmen wir den Eiweißabbau durch Ermittlung der neu gebildeten Aminosäuren (z. B. nach van Slyke), so fassen wir den Gesamtprozeß. Um klarere Einblicke zu erhalten, ist es nötig, möglichst eine Stufe allein zu erfassen. Mein Interesse galt der ersten Stufe, d. h. der Wirkung der echten Proteinase. Analytisch kann dieser Prozeß einmal durch Ermittlung des Eiweißschwundes oder der Nicht-eiweißzunahme durch Kjeldahlbestimmung gefaßt werden. Da im Blatt-autolysat die Veränderungen dieser Fraktionen im Verhältnis zu ihrer Gesamtmenge nur gering sind, ergibt sich eine große Fehlergrenze, die nur durch erhebliche Versuchsdauer zu umgehen ist. Diese aber führt leicht zur Inaktivierung des Fermentes. Befriedigend ist dieses Verfahren also nicht.

Aus diesem Grunde haben wir zwei andere Methoden herangezogen, auf die wir an anderer Stelle ausführlicher zu sprechen kommen. Die erste ist eine nephelometrische, wie sie von Kleinmann, Rona, Stern usw. vornehmlich in der Tierphysiologie angewendet worden ist. Sie ist von großem Nutzen, wenn man sehr verdünnte Fermentlösungen vor sich hat. Wir gehen entweder von einer 0,1%igen Edestinlösung oder einer 1%igen Gelatine (Merck)-Lösung aus. Der Ansatz (A) wird folgendermaßen durchgeführt:

Eiweißlösung 17 cm³

Fermentlösung 3 „

Veronal-Puffer 4 „

Aktivator oder Wasser 1 „

In regelmäßigen Zeitabständen wird eine Probe entnommen und mittels 20% Sulfosalizylsäure als Trübungsreagens gefällt. Dabei ist auf gleichmäßige und genügende Pufferung zu achten (vgl. Kleinmann und Stern). Der im allgemeinen benutzte Analysenansatz (B) wurde wie folgt gewählt:

Ansatz A 2 cm³

$\frac{n}{10}$ HCL 4 „

H₂O 10 „

Sulfosalizylsäure 4 „

Die nephelometrische Messung geschieht mittels Leitz-Nephelometer gegen einen Bariumsulfatstandard, wie er von Bechhold und Hebler

empfohlen ist. Wenn man die anfänglich erhaltene Trübung gleich 100 setzt, werden die darauf bezogenen Trübungsgrade angegeben, wieviel Prozent Eiweiß noch vorhanden sind. Bei Gelatine ist diese Berechnung nicht sehr genau, was aber für unsere Fragestellung ohne Bedeutung ist, da wir mit relativen Werten arbeiten. Daneben arbeitete ich mit einer viskosimetrischen Methode (vgl. Rona), die bisher m. W. nicht für Untersuchungen an Pflanzenproteinasen Verwendung gefunden hat. Im Ostwaldschen Viskosimeter wird die Viskositätsabnahme bestimmt, die unter Einwirkung eines Fermentpräparates eintritt. Die Fermentansätze entsprechen den oben genannten Ansätzen A. Nur gehe ich von 1—3% Gelatine (Merck) aus. Es ist peinlichst auf Einhaltung der Konstanz von Temperatur (40° C) und p_H zu achten, da die Viskosität der Gelatine von diesen Faktoren ganz erheblich

beeinflußt wird. Auch Ionen können erhebliche Fehlerquellen verursachen. Der Viskosimeterwert von Wasser wird 100 gesetzt, die Eiweißwerte darauf bezogen, sind also nur relativ. Jedoch kann man ungefähr auf den prozentualen Abbau schließen. Diese physikalischen Methoden (vor

allem die erstgenannte) haben gegenüber den chemischen ganz bedeutende Vorzüge: mit ihrer Hilfe wird allein und wirklich der Eiweißabbau gefaßt! Sie gestatten ein Arbeiten mit außerordentlich verdünnten Fermentpräparaten, wie sie in Pflanzenextrakten gegeben sind. Sie lassen ein sehr schnelles Arbeiten zu. Versuche, die sonst länger als 8 Tage dauern müssen, laufen im allgemeinen nur 24 Stunden.

Fig. 2 zeigt den prozentualen Eiweißabbau bei der Wirkung eines stark aktiven Papains auf 1% Gelatine einmal nephelometrisch bestimmt, das andere mal indirekt durch Ermittlung der Aminogruppenzunahme. Beide Werte sind in Prozenten des Gesamteiweißes bzw. der gesamten darin enthaltenen Aminogruppen ausgedrückt. Natürlich handelt es sich bei einer solchen Berechnung nur um Annäherungswerte. Es wird aber deutlich, daß der mit der nephelometrischen

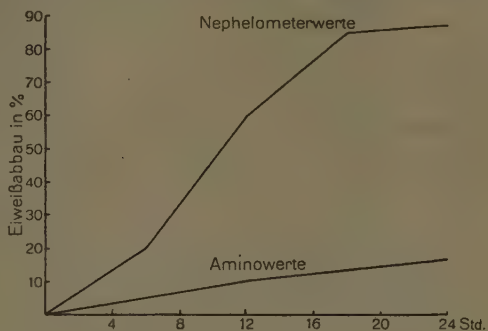


Fig. 2. (Erklärung im Text.)

Methode erfaßte Eiweißabbau (Desaggregation) wesentlich schneller beendet ist als die Bildung chemisch-analytisch faßbarer Spaltkörper. Das deutet darauf hin, daß Eiweißabbau und Freilegung von Amino-
gruppen nicht dasselbe ist. Damit wird eine sehr umstrittene Frage der Eiweiß- (bzw. Eiweiß-Ferment-) Chemie berührt, zu deren ausführlicher Behandlung hier der Raum und auch genügend variierte Versuche fehlen (vgl. Rona und Mißlowitzer, Graßmann, 1932, S. 132).

a) Die p_H -Abhängigkeit pflanzlicher Proteasen.

In Fig. 3 sind die Ergebnisse von Versuchen mit Blattbrei dargestellt. Je 10 g Phaseolus (a) und Nicotiana (b)-Blätter werden mit der 5fachen Menge Wasser zerrieben, mit 10 cm³ Veronalpuffer und 10 cm³ 10% Gelatine versetzt, dazu kommt als Aktivator der Proteinase (s. unten) 1 cm³ einer $\frac{n}{2}$ mol · Thioglykolsäurelösung. Das p_H wird auf Grund von Tastversuchen annähernd errechnet und bei Abbruch des Versuchs bestimmt. Der Eiweißabbau wird durch die Zunahme der α -Aminogruppen ermittelt (van Slyke). Toluol-Thymol-Zusatz, Temperatur 40° C, Versuchsdauer 9 Tage. Es ergibt sich aus beiden Versuchen, daß mit dieser Methode nur ein summarisches Ergebnis erhalten werden kann. Die Kurven zeigen Maxima bei etwa p_H 5 und p_H 8. Das zweite, stärkere Maximum deutet darauf hin, daß hier eine stärkere Peptidase den Ausschlag gibt.

Wesentlich klarer sind die mit Glyzerinauszügen gewonnenen Ergebnisse. Die Blätter werden unter Zusatz der 3fachen Menge Glyzerin (87%) in der Retzschmühle fein gemahlen. Der Brei wird in Gegenwart von 0,02% KCN 24 Stunden im Thermostaten gelassen, dann filtriert bzw. abgeschleudert. Die Blausäure wird durch einen Luftstrom ausgetrieben. Dieses Fermentrohpräparat zeigt ein p_H um 5 herum. Gereinigte Präparate werden gewonnen durch Fällung mit Alkohol (nach Willstätter und Graßmann). Die Alkoholkonzentration wird bis auf 80% gebracht. Der Niederschlag wird in Wasser gelöst. In Fig. 4 wird die p_H -Abhängigkeit von einem rohen Fermentpräparat von jungen Phaseolusblättern (a) und von einem gereinigten von jungen Nicotianablättern (b) dargestellt. Die Präparate sind aktiviert worden mit Thioglykolsäure. (Alle Konzentrationen wie oben angegeben.) a wirkt auf Gelatine, b auf Edestin bei nephelometrischer Kontrolle (Versuchszeit 24 Stunden). Die maximale Wirkung liegt hier bei Gelatine zwischen p_H 4 und 5, bei Edestin zwischen 6 und 7. Ein zweites Maximum ist im Gegensatz zu Fig. 2 nicht

festzustellen. Das liegt offenbar nicht in der Herstellung der Fermentpräparate begründet. Vielmehr bietet unsere Methode den Vorteil, daß mit ihrer Hilfe nur die Wirkung der Proteinase gefaßt wird. Man erreicht auf diesem einfachen Wege dasselbe, was Ambros und Harteneck durch adsorptive Trennung der Peptidasen von der Papainase angestrebt haben. Da der isoelektrische Punkt der Gelatine etwa bei 5, der des Edestins bei 7 liegt, ist die maximale Wirksamkeit der Fermentpräparate bei einem dem isoelektrischen

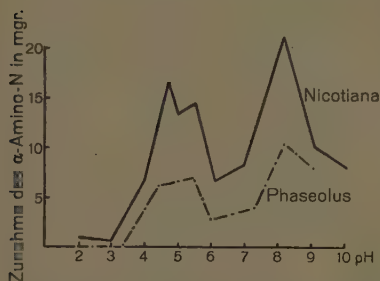


Fig. 3. Proteolyse im Blattautolysat von Tabak und Bohne in der Abhängigkeit vom p_H .

Punkt des Substrates entsprechenden p_H festgestellt.

Damit ist aber bereits erkannt, daß das vorliegende Ferment dem Papaintyp zuzurechnen ist, wie das auch bei anderen Präparaten aus höheren Pflanzen festgestellt worden ist (s. oben).

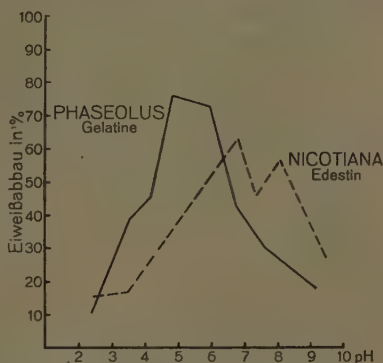


Fig. 4. Proteolytische Wirkung in Abhängigkeit vom p_H .

— Fermentpräparat von Phaseolus auf Gelatine, — — — gereinigtes Präparat von Nicotiana auf Edestin.

b) Inaktivierung und Aktivierung der Proteinasen.

Im intakten Blatt zeigen die Proteinasen eine hohe Wirksamkeit. Das geht aus den Versuchen in Narkose und Anaerobiose hervor (Tab. VIII). Stirbt das Blatt ab (z. B. Tab. V, 16, bei 0% O_2), so nimmt der proteolytische Effekt beträchtlich ab. Dies kann verschiedene Ursachen haben: Entweder wird das Ferment vergiftet, oder ein vorher wirksamer Aktivator des Fermentes wird zerstört, oder die Ferment-Substrat-Bindung wird eine weniger innige. Es erscheint mir nicht ausgeschlossen, daß alle drei Möglichkeiten nebeneinander bestehen oder sogar physiologisch gleichzusetzen sind, indem z. B. die Aktivierung eines Fermentes eine Vergiftung aufheben und die Substrat-Ferment-

Beziehung enger gestalten kann. Zerreiben setzt jedenfalls ebenso wie Abtöten die Fermentwirksamkeit erheblich herab. Das habe ich schon früher dargelegt.

Die Fermentrohpräparate verlieren an Wirksamkeit mit der Zeit. Dies geht um so schneller, je weniger konzentriert das Glycerinwassergemisch ist. Das Ferment ist außerordentlich resistent gegen Erhitzen. Ich habe Präparate untersucht, die selbst bei 20minütigem Erhitzen auf 85° C nur etwa die Hälfte ihrer Aktivität einbüßten. Die Temperaturempfindlichkeit ist um so geringer, je weniger Wasser das Glycerinpräparat enthält. Das Temperaturoptimum der Fermentwirkung ist nicht genau zu ermitteln. Es liegt ebenfalls sehr hoch, wahrscheinlich bei etwa 60°, schwankt aber unter noch nicht kontrollierbaren Bedingungen.

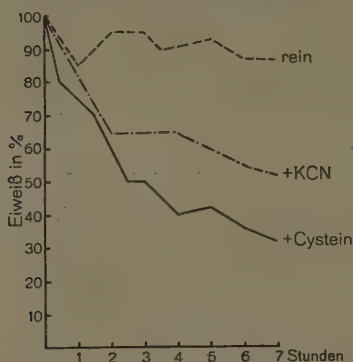


Fig. 5. Eiweißabbau durch ein gereinigtes, in Wasser wiederaufgelöstes Fermentpräparat aus jungen Nicotianablättern: a ohne Zusatz, b in 0,02 % KCN, c in 0,05 % Cystein-HCl. pH in allen Fällen 6,3. Veronalpuffer. Temp. 40° C. Substrat Edestin. Nephelometrische Methode.

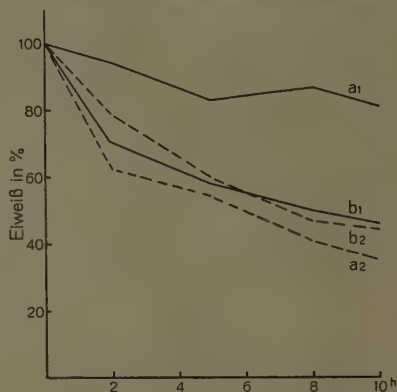


Fig. 6. Rohfermentpräparat aus jungen Phaseolusprimärblättern wird 48 Stunden lang nach der Präparation mit O₂ durchblasen, b mit N₂. Ausgezogene Kurve: ohne Aktivator, gestrichelte Kurve mit Thio glykolsäure. Substrat Edestin 0,1 %, Veronalpuffer, pH 6,9. Temp. 40° C. Nephelometrische Methode.

Schwach aktive Präparate, wie sie auch in den durch Alkohol-fällung gereinigten Präparaten vorliegen, erhöhen ihre Wirksamkeit um das Vielfache durch Zugabe von Blausäure, Cystein, Thiomilchsäure, Thio glykolsäure (s. Fig. 5). Die Inaktivierung bzw. Abschwächung der Fermente kann bei Rohfermentpräparaten, die etwa 40% Wassergehalt haben, durch Einleiten von O₂ erreicht werden. N₂ und H₂ verhalten sich indifferent; die Abnahme der Wirksamkeit ist nicht größer, eher geringer als in den nicht

durchblasenen Kontrollpräparaten. Werden durch O_2 inaktivierte Präparate mit Sulfhydrylkörpern ($-SH$, Cystein, Thioglykolsäure) behandelt, ergibt sich erneute Aktivierung. Diese ist wesentlich stärker als bei den mit N_2 durchblasenen Präparaten (Fig. 6).

Oxydierte Sulfhydrylkörper ($-S-S-$), wie sie im Disulfid Cystin vorliegen, sind indifferent gegenüber der Blattproteinase, sie steigern und hemmen nicht.

Daraus möchte ich den Schluß ziehen, daß die Sauerstoffdurchleitung nicht das Ferment selbst zerstört, sondern einen im Glycerinauszug enthaltenen Aktivator durch Oxydation außer Funktion setzt, so wie Cystein in seiner Disulfidform Cystin nicht aktivierend wirkt. Nur so kann ich mir erklären, daß erneute Zugabe von Aktivator nach O_2 -Durchleitung die Aktivierung bis zum annähernd maximal möglichen Wert treibt (Fig. 6 a₂). Das Ferment muß also im Versuch a₁ noch in ähnlicher Konzentration wie im Versuch b₁ vorhanden sein, doch ist es weitgehend inaktiviert.

Aus diesen Versuchen sind folgende Schlüsse zu ziehen: Die in den untersuchten Blättern wirksame Proteinase gehört zum Papaintyp, wie er von Willstätter und seinen Mitarbeitern charakterisiert worden ist. Das Ferment wird durch Blausäure und Sulfhydrylkörper aktiviert. Sein p_H -Optimum liegt annähernd beim isoelektrischen Punkt der verwendeten Eiweiße (I.E.P. der Gelatine 4,9, des Edestins 6,9). Das Ferment ist in hohem Maße hitzebeständig (vgl. Willstätter und auch Ringer und Grütterink) und besitzt ein hohes Temperaturoptimum.

c) Fermentkonzentration im Blatt.

Es ergab sich nun die Aufgabe, die Fermentkonzentration im Blatt selbst festzustellen. Früher hatte ich Versuche veröffentlicht, bei denen ich aus der proteolytischen Wirkung im Blattbrei auf die Konzentration der Fermente schloß. Das Ergebnis war: junge Blätter zeigen stärkere Proteolyse als alte. Dieser Befund war durch Narkoseversuche an intakten Blättern erhärtet worden. Jedoch muß ich auf Grund der neuen Untersuchung sagen, daß aus den früheren Arbeiten Schlüsse über die Fermentkonzentrationen nicht gezogen werden können. Der Aktivierungszustand ist nicht berücksichtigt worden¹⁾. In Fig. 7 und 8 ist die Wirkung von zwei Fermentrohpräparaten dargestellt, die nach oben mitgeteilter Vorschrift aus (7) sich eben entfalteten, (8) aus aus-

1) Ähnliche Feststellungen haben Ambros und Harteneck bei der Untersuchung der Früchte von *Carica Papaya* gemacht.

gewachsenen Primärblättern von *Phaseolus multiflorus* gewonnen worden sind. Die ausgezogene Kurve stellt die Wirksamkeit ohne, die gestrichelte mit Thioglykolsäurezusatz dar. Die Konzentrationen sind wie oben gewählt.

Hieraus ergibt sich, daß die Wirksamkeit der Fermentpräparate mit dem Alter der Blätter abnimmt. Der Unterschied wird wesentlich vergrößert, wenn das Präparat durch Sulfhydrylverbindung aktiviert wird. Das heißt aber, daß im alten Blatt nicht nur weniger Ferment vorhanden ist, sondern auch, daß es dort fast maximal aktiviert ist, während in jungen Blättern die Aktivierung keineswegs maximal ist.

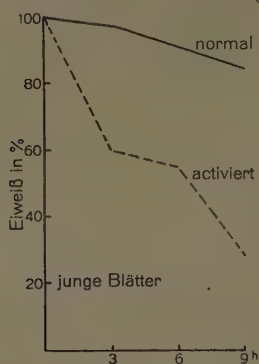


Fig. 7.

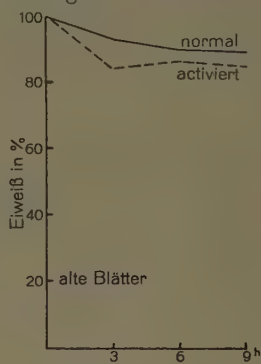


Fig. 8.

Fig. 7 und 8. Proteolytische Wirksamkeit eines Fermentrohpräparates aus (7) jungen bzw. (8) alten Primärblättern von *Phaseolus*. Substrat Gelatine, Veronalpuffer, pH 4,7; Temp. 40° C. — ohne; - - - - mit Thioglykolsäure. Nephelometrische Methode.

Es soll ausdrücklich bemerkt sein, daß ich nicht der Ansicht bin, daß die mittels der Fermentextraktion erhaltenen Resultate ohne weiteres auf die Blätter übertragen werden können. Ich habe schon oben darauf hingewiesen, daß beim Zerreiben der Blätter auch im Fermentsystem enorme Zerstörungen geschehen. Doch darf man wohl annehmen, daß die hier erhaltenen Ergebnisse in großen Zügen auf ähnliche Verhältnisse im Blatt selbst hindeuten. Zum mindesten muß die Ursache der verschiedenen Reaktionsweise in den Blättern bereits vor ihrer Präparation gelegen haben.

d) Der biologische Aktivator.

Nachdem erkannt ist, daß im Blatt die Proteinase in einem verschieden aktivierten Zustande vorkommen kann, ergibt sich die Frage

nach der Natur des Aktivators. Im Laboratorium sind als kräftige Aktivatoren des Papains von Mendel und Blood, Frankel, dann aber vor allem von Willstätter, Graßmann und Ambros die Blausäure und verschiedene Sulfhydrilkörper (wie Cystein, Glutathion und Schwefelwasserstoff) erkannt worden. Daß die Blausäure nicht als der allgemein pflanzliche Aktivator gelten kann, ist schon von Graßmann, Ambros, Tr. Schulze betont worden: Der natürliche Aktivator wird auch in HCN-freien Pflanzen beobachtet. Ambros und Harteneck haben dann in wichtigen Untersuchungen eine „Photokinase“ in Fruchtsäften gefunden, die thermolabil ist. Von Waldschmidt-Leitz und Graßmann und ihren Mitarbeitern konnte nachgewiesen werden, daß im tierischen Gewebe und in der Hefe als Aktivator der papainähnlichen Proteinase eine Sulfhydrilverbindung auftritt, das reduzierte Glutathion. Jedoch ist damit das Geheimnis der Aktivierung der Proteinase in höheren Pflanzen noch nicht gelüftet. Mein Schüler Tr. Schulze wies bereits darauf hin, daß der in Blättern auftretende Aktivator keine Sulfhydrilreaktion gibt. Ich bestätigte das zum Teil. Trotz umfangreicher Bemühung, durch verschiedene Extraktionsmittel einen Sulfhydrilkörper aus dem Blattgewebe zu entfernen, gelang dies nicht in dem Maße, daß ein Zusammenhang zwischen —SH-Konzentration und Aktivierungsgrad erschlossen werden konnte. Mehrfach blieb die —SH-Reaktion mit Nitroprussid-Natrium und NH_3 völlig aus. Es erscheint mir nicht ausgeschlossen, daß dieses Ergebnis auf die großen Hindernisse, Blattgewebe zu extrahieren, und auf die Labilität der in Frage kommenden Substanzen zurückzuführen ist. Wichtiger erscheint mir die Tatsache, daß bisher alle von mir hergestellten Fermentpräparate nach Behandlung mit HCN zum Teil starke —SH-Reaktion aufwiesen (vgl. Graßmann 1932). Ob diese an Eiweißkörper oder an Cystein bzw. Glutathion gebunden ist, vermag ich vorerst nicht zu entscheiden. Auf jeden Fall sind leicht reduzierbare S-Körper in Blättern vorhanden. Es soll gleich gesagt sein, daß ich in unterirdischen Reservestoffbehältern, in der Streckungszone der Wurzelspitzen, in Siebröhren, im Parenchym unterhalb des Hauptmeristems der Sproßvegetationspunkte zum Teil erhebliche —SH-Mengen gefunden habe.

Doch erscheint mir damit die Natur der Aktivatoren noch nicht genügend geklärt. Vielleicht muß man zwischen direkten und indirekten Aktivatoren unterscheiden. Ich erinnere an den oben beschriebenen Versuch, bei dem O_2 -durchblasener Glycerinextrakt an Fermentaktivität

einbüßte, sie durch erneute Aktivierung aber wieder gewann. Hier wirkt O_2 wie ein Antiaktivator. Ich erinnere auch an die interessanten Ergebnisse, die mein Schüler Tr. Schulze erhalten hat. Er fand im Zusammenhang mit dem Blühen der Tabak- und Bohnenpflanzen in Blättern einen azetonlöslichen Aktivator der Blattproteinase, der keine —SH-Reaktion gab und nach Oxydation unwirksam wurde bzw. sogar paralysierend wirkte. Er konnte durch Reduktion seine Wirkung wiedererlangen.

Angenommen, der natürliche Aktivator habe immer —SH-Charakter, so ist wahrscheinlich, daß auch die im Eiweiß vorhandenen S—Körper (Cystin) bei geeigneter Reduktion selbst aktivierend wirken können. Jede auf Disulfide vom Typ des Cystins reduzierend wirkende Substanz wird als (indirekter) Aktivator erscheinen. In diesem Zusammenhang muß darauf aufmerksam gemacht werden, daß schon Graßmann (1931) und Tr. Schulze in den Papain-Handelspräparaten nach schwacher Reduktion (mit HCN) Sulfhydrylreaktion fanden.

Ich bin also geneigt anzunehmen, daß die in jeder lebenden Zelle vorhandenen, eventuell im Eiweiß gebundenen Disulfidgruppen nach Reduktion zur —SH-Gruppe als direkte Aktivatoren des Papains anzusprechen sind; daß aber die primär wirksamen Bedingungen (sekundäre Aktivatoren) in solchen Körpern zu suchen sind, die die Reduktion durchführen. Ähnlich spricht sich Graßmann (1930, 1931, 1932) aus. Um diese Frage weiter zu klären, habe ich andere Objekte als Blätter in die Untersuchungen einbezogen. Hier sind zunächst folgende für das Verständnis des Eiweißstoffwechsels in Blättern wichtige Ergebnisse festzuhalten:

1. Die in Blättern wirksame echte Proteinase ist Papain: sie greift isoelektrisches Eiweiß an, wird durch HCN und —SH aktiviert, ist in hohem Maße temperaturunempfindlich und besitzt ein hohes Temperaturoptimum.
2. Die Konzentration und der Aktivierungsgrad des Papains in Blättern ist sehr verschieden. In jungen Blättern ist die Papainkonzentration größer als in alten, der Aktivierungsgrad ist aber relativ wesentlich geringer.
3. Die Inaktivierung des Fermentes geschieht zum Teil durch Oxydation eines das Ferment begleitenden Aktivators.
4. Als Aktivatoren des Papains sind offenbar auch in Blättern —SH-Körper anzusprechen; es kommen weniger leicht lösliche —SH-

Körper (wie Cystein, Glutathion) in Frage, deren Konzentration im Blatt sehr gering ist, als die Eiweiße selbst.

5. Als „indirekte“ Aktivatoren sind solche Stoffe (bzw. Bedingungen, z. B. Anaerobiose) anzusprechen, die die in der Zelle jederzeit vorhandenen und die Papainpräparate begleitenden —S—S—Körper (Cystintyp) zu —SH—Körpern reduzieren.

Danach ist der in physiologischen Versuchen ermittelte Einfluß des Sauerstoffs auf den Eiweißstoffwechsel direkt im Fermentmechanismus wirksam.

G. Der Einfluß des Lichtes auf den Eiweißumsatz.

Das Problem des direkten oder indirekten Lichteinflusses auf die Eiweißsynthese ist schon oft erörtert worden. Zweifellos handelt es sich hierbei um ein komplexes Phänomen. Namentlich wenn man die Eiweißsynthese in ihrem Gesamtverlauf aus anorganischen N-Substanzen (etwa HNO_3 oder NH_3) betrachtet, ergibt sich eine solche Fülle von Möglichkeiten einer Lichteinwirkung, daß eine Enthüllung nur dann stattfinden kann, wenn man Einzelprozesse herausgreift. Für die Nitratreduktion ist dies in vorbildlicher Weise von Warburg geschehen.

Wir halten uns hier an eine Erscheinung, die unter Tag- und Nachtstoffwechsel bekannt ist, auf die u. a. Chibnall und Mothes (1926) aufmerksam gewacht haben. Sie fanden, daß nachts ein Eiweißschwund eintritt, tags eine Synthese. Gowentak bestritt allerdings die Richtigkeit dieser Beobachtung. Aber wir konnten in einer weiteren Untersuchung (1931) erneut feststellen, daß dieser tägliche Rhythmus namentlich bei krautigen Pflanzen in der Hauptvegetationsperiode zu beobachten ist, vorausgesetzt, daß Störungen im Wasserhaushalt der Blätter vermieden werden.

Es kann nun kein Zweifel sein, daß der nächtliche Eiweißschwund im Blatt nicht auf KH-Mangel zurückgeführt werden kann. Denn der KH-Verlust namentlich beim abgeschnittenen Blatt ist nachts nicht derart, daß die Eiweiße als Atmungsmaterial angegriffen werden müßten. Vielmehr bin ich geneigt, für den Eiweißumsatz eine ähnliche indirekte Abhängigkeit vom Licht anzunehmen, wie es H. Wolf für den Säurestoffwechsel der Sukkulenten tut.

Ich habe oben gezeigt, daß Sauerstoff ein entscheidender Regulator für den Eiweißumsatz ist. Nun darf man annehmen, daß tags das Sauerstoffpotential im Blatt sehr hoch ist, nicht allein weil die Stomata im Lichte geöffnet sind, sondern auch weil infolge der CO_2 -

Assimilation O_2 frei wird. Dieser Sauerstoff befindet sich bereits innerhalb der Zelle, er braucht nicht erst herein zu diffundieren. Vielmehr entsteht er in gleichem Maße wie CO_2 zuwandert und reduziert wird. Die Tatsache der O_2 -Ausscheidung sagt schon, daß in der grünen Zelle während der Photosynthese eine maximale Sauerstoffspeicherung herrschen wird. Ganz besonders gilt das für die Orte der CO_2 -Assimilation selbst, für die Chloroplasten. Nachts liegt die Assimilation still. Die fortlaufende Atmung kann leicht zu einem O_2 -Mangel führen, wenn das Nachströmen des O_2 erschwert ist: geschlossene Stomata! Die Tatsache der nächtlichen Ansäuerung ist ja ein Beweis dafür, daß nachts tatsächlich die O_2 -Spannung nicht ausreicht, die Lebensprozesse wie am Tage zu unterhalten. Diese Annahme findet ihre Rechtfertigung durch einige in Tab. IX dargestellte Versuche (28, 29). Eiweiß- und KH-reiche Primärblätter der Bohne werden längs der Mittelnerven halbiert, eine Hälfte wird sofort analysiert, die andere 24 bzw. 36 Stunden verdunkelt, wobei die Blätter sich in normaler Atmosphäre befinden. Im Parallelversuch werden die Versuchshälften in 100% Sauerstoff gebracht, sonst aber gleichen Bedingungen ausgesetzt. (Versuchsbeginn abends, Temp. 27° C.)

Tabelle IX.

„Nächtlicher“ Eiweißumsatz bei verschiedener O_2 -Konzentration.

Versuch	Dauer in Stunden	Eiweiß-N in mg pro 10 g Frischgewicht			
		Kontrolle	Luftmaterial	Kontrolle	100% O_2 -Material
28	24	66,4	61,2	65,3	64,7
29	36	72,3	61,9	72,9	70,1
		Eiweiß-N-Abnahme in % des Kontrollwertes			
28	24		7,8		0,9
29	36		14,4		3,8

Aus der Tabelle ist klar ersichtlich, daß trotz „verlängerter Nacht“ hohe $[O_2]$ den Abbau zu hemmen oder überhaupt aufzuhalten vermag. Wir haben deswegen allen Grund anzunehmen, daß der fördernde Einfluß der Verdunkelung auf den Proteinabbau in erster Linie auf der gehemmten O_2 -Zufuhr beruht. Offenbar wird das Oxydationspotential herabgesetzt und durch Reduktion der Aktivatoren des Papains der Abbau forciert. Der p_H kann dabei auch eine Rolle mitspielen, obwohl nach

unseren Erfahrungen die Veränderungen gerade bei *Phaseolus* innerhalb eintägiger Verdunkelung nur sehr gering sind. Bei *Nicotiana* ist die Säuerung aber beträchtlicher.

Unsere Ergebnisse sind in verschiedener Beziehung überraschend und bedeutsam. Sowohl in tier- als auch in pflanzenphysiologischen Arbeiten findet man häufig die Auffassung ausgesprochen, daß forciert Eiweißabbau eine Folge des Verbrauchs der KH sei, oder auch eine Folge ungehemmt ablaufender Oxydationen, in die die Eiweiße mit hineingerissen werden. Häufig wird dann von Eiweißatmung gesprochen. Ich bin durchaus der Auffassung, daß solche Verhältnisse auch in der Natur ab und zu gegeben sind; vorherrschend ist aber die andere hier aufgezeigte Verknüpfung von Ursache und Wirkung. Wäre wirklich KH-Mangel die Ursache des Eiweißabbaus, dann müßte bei hoher $[O_2]$ die Verbrennung der Eiweiße noch rapider vor sich gehen, wie es tatsächlich im KH-Hungerblatt der Fall ist (vgl. auch Mothes, 1926).

Um meine Annahme einer weiteren Kritik zu unterziehen, habe ich die Experimente in zwei Richtungen abgewandelt: Einmal wurde der Eiweißstoffwechsel bei Beleuchtung der Blätter, aber in CO_2 -freier Luft (über KOH), studiert. Auch hier wird bei normaler $[O_2]$ (20%) und höherer $[O_2]$ normalerweise kein Abbau wahrgenommen. Die Öffnung der Stomata erleichtert offenbar den Zutritt des O_2 , so daß selbst in gewöhnlicher Luft ein O_2 -Mangel nicht eintritt, obwohl wegen fast völligen Mangels an CO_2 (nur Teile der Atmungs- CO_2 standen zur Verfügung) eine intrazelluläre Bildung von O_2 im Zuge der Photosynthese nur gering ist. Jedoch zeigen sich in diesen Versuchen bei einer Ausdehnung über 24 Stunden hinaus erhebliche Schädigungen der Blätter. Solche Erscheinungen hat bereits Jost untersucht. Noack hat sie als photooxydative Zerstörungen angesprochen, die dann einsetzen, wenn bei Beleuchtung des fluoreszierenden Chlorophylls nicht CO_2 , sondern Chlorophyll selbst oder Protoplasma als Akzeptor der photochemisch wirksam gewordenen Energie funktionieren. Unsere Tastversuche haben ergeben, daß die Untersuchung des Eiweißstoffwechsels der Blätter unter den eben genannten Bedingungen u. U. zur Klärung der Eiweiß-Chlorophyll-Beziehung in Chloroplasten und panschierten Blättern beitragen kann (vgl. Ullrich, Schumacher, 1929)¹⁾.

1) Übrigens haben diese Untersuchungen in verschiedener $[O_2]$ bei Belichtung nicht nur die durch Willstätter u. a. bereits gefundenen Ergebnisse bestätigt, daß geringe $[O_2]$ die Assimilation hemmt, sondern auch, daß die Induktionszeit der Photosynthese nach vorheriger Verdunkelung je nach der Sauerstoffspannung sehr verschieden groß ist. Wir sehen darin eine Möglichkeit der Deutung der in

Die weitere kritische Prüfung unserer Annahme geschah durch Syntheseversuch. In N-arme, KH-reiche Phaseolusprimärblätter wird nach oben mehrfach gegebener Versuchsanstellung Eiweißhydrolysat (entsprechend 0,2 mol NH_2) infiltriert. Nach normaler Entwässerung werden die Blätter halbiert und die Kontrollhälften von je zwei Portionen analysiert, die Versuchshälften a ins Licht, b ins Dunkle gebracht (24 Stunden). Es zeigt sich (Tab. X), daß die Synthese im Dunklen nur sehr langsam (trotz des N-Hungers!) vor sich geht. Übrigens haben wir auch die Eiweißsynthese im Licht bei verschiedener $[\text{O}_2]$ studiert und ganz entsprechende Ergebnisse wie im Dunkeln erhalten. Wir verzichten auf die eingehende Darstellung, weil man gegen die Versuche bei niedriger $[\text{O}_2]$ im Licht den Einwand machen kann, daß unter diesen Bedingungen auch die CO_2 -Assimilation gehemmt ist, womit eine neue und schwer zu übersehende Ursache auftritt.

Tabelle X.

Eiweißsynthese aus Eiweißhydrolysat bei Phaseolus im Licht und im Dunkeln.

Versuch	Infiltrierte Menge N in mg etwa	Eiweiß-N in mg pro 10 g Frischgewicht			
		Kontrolle	Dunkel	Kontrolle	Licht
30	13	29,2	31,4	30,0	36,4
31	13	25,9	27,0	25,5	31,1

Damit scheint mir bewiesen, daß der diurnale Eiweißstoffwechsel seine Ursache in erster Linie in der O_2 -Spannung hat, die nachts infolge Stomatenschluß und Aussetzen der Photosynthese oft ungenügend ist. Wenn dieser diurnale Stoffwechsel nicht immer eindeutig beobachtet wird (vgl. Gowentak, Mothes 1931),

letzter Zeit oft behandelten Unregelmäßigkeit im Assimilationsverlauf (vgl. bes. Harder) und sind der Ansicht, daß für die Photosynthese als oxydoreduktiven Prozeß ein bestimmtes Oxydationspotential von entscheidender Bedeutung ist. Anhaltende Verdunkelung wird das Potential zu stark erniedrigen; die Photosynthese spielt sich erst langsam auf den optimalen Wert ein; hohe $[\text{O}_2]$ verkürzt diese „Induktionszeit“. Lange anhaltende Belichtung kann das Oxydationspotential ungünstig erhöhen; es treten „Ermüdungserscheinungen“ auf, die durch niedrige $[\text{O}_2]$ oder Verdunkelung beseitigt werden. Ich habe diese Annahme, für die verschiedene experimentelle Befunde sprechen, hier mitgeteilt, um darzustellen, wie das Chloroplasten-Eiweißproblem in verschiedener Weise mit dem Problem der Photosynthese zusammenhängen kann.

Auch ist zu beachten, daß die chlorophyllfreien Partien weißbunter Blätter meist geschlossene Stomata haben; Kümmler, Jb. Bot., Bd. 61.

so liegt das (von Wassersättigungsunterschieden ganz abgesehen) wahrscheinlich in erster Linie am Oxydationspotential der betreffenden Blattzellen und an den O_2 -Diffusionsverhältnissen. Übrigens leuchtet ein, daß die hier mitgeteilten Befunde auch neue Erklärungsmöglichkeiten für die oft diskutierte bevorzugte Eiweißsynthese in belichteten Chloroplasten (vgl. Schimper, Ullrich, Schumacher) als Orten besonders hoher O_2 -Konzentration geben.

Licht fördert bei grünen Blättern die Synthese von Eiweißen, weil das O_2 -Potential infolge der Photosynthese erhöht wird¹⁾. Lichtabschluß fördert den Eiweißabbau, weil infolge Stomataschluß und Stilllegung der Photosynthese das O_2 -Potential erniedrigt ist.

H. Der Eiweißumsatz in welkenden Blättern.

In einer früher erschienenen Arbeit habe ich gezeigt, daß in welkenden Blättern bei nicht zu starkem Sättigungsdefizit bevorzugt Eiweißabbau abläuft, während die Synthese stillgelegt ist. Die ursächlichen Beziehungen blieben noch ungeklärt, doch wurde darauf hingewiesen, daß Aktivierungen der Fermente das Entscheidende sein könnten.

Eine direkte Einwirkung des Wassersättigungsgrades mit dem eben beschriebenen Effekt erscheint mir von vornherein ausgeschlossen. Wenn auch schwer überprüfbar, so wird doch für den Umsatz Eiweiß + Wasser \rightleftharpoons Aminosäuren das Massenwirkungsgesetz genau so seine Gültigkeit haben wie bei allen anderen gut studierten und entsprechenden, reversiblen chemischen Prozessen. Daraus folgert, daß Wasserentzug die Synthese beschleunigen müßte! In der Tat ist dies bei reifenden Samen der Fall, worauf ich später zurückkomme. Das Verhalten der welkenden Blätter ist also aus allgemein physikalisch-chemischen Gesetzen nicht verständlich. Ich habe nun zunächst die Einwirkung des Wasserentzuges auf die Fermentkonzentration studiert, die bei optimaler künstlicher Aktivierung durch HCN und Cystein erreicht wird (s. oben). Die Ergebnisse deuten keinesfalls darauf hin, das beim Welken eine Fermentbildung stattfindet! Eher ist das Gegenteil der Fall, die Proteasen werden zerstört. Doch sind aus den oben geschilderten Gründen auch hier die Studien über Blattproteasen nicht sonderlich aufschlußreich. Da dieses Problem der Proteasenkonzen-

1) Daß daneben noch andere Lichteinflüsse wirksam sein können, soll damit keinesfalls ausgeschlossen sein (Bildung intermediärer Assimilationsprodukte als Ausgangsstoffe der Aminosäuresynthese usw.).

tration und -beständigkeit an reaktionsfähigeren Objekten (Zwiebeln und Samen) von uns studiert worden ist und bald zur Darstellung kommt, so sei hier auf eine Behandlung der wenig instruktiven Fälle bei Blättern verzichtet.

Aufschlußreicher sind auch hier die Studien über den Eiweißabbau in welkenden Blättern bei verschiedener $[O_2]$. Wir gehen von N-reichem und K-reichem Material aus, lassen die Blätter langsam anwelken bis zu 20% Wasserverlust, halbieren sie dann und analysieren sofort die Kontrollhälften. Die Versuchshälften kommen im Dunkeln in Sauerstoffgemische (für 45 Stunden bei 27° C). Bei Phaseolus gewinnen wir, wie oben geschildert, vier gleiche Portionen, bei Nicotiana nur zwei. Im Versuch 33 werden die Blätter in etwa 2 cm² große Stücke mit einem scharfen Rasiermesser zerschnitten, um eine bessere Diffusion des Sauerstoffs zu ermöglichen.

Tabelle XI.

Versuch	Material	mg Eiweiß-N pro 10 g Frischgewicht			
		Kontrolle	Sauerstoff in %		
			2% O ₂	20% O ₂	100% O ₂
32	Phaseolus, unzerschnitten .	62,4	55,2	57,3	62,2
33	„ zerschnitten . .	71,5	66,5	69,1	72,0
34	Nicotiana	56,1	—	50,0	—
35	„	56,9	—	—	55,8

Aus diesen Versuchen ergibt sich m. E. ganz klar, daß der Eiweißabbau in welkenden Blättern in erster Linie auf eine verringerte Sauerstoffspannung zurückgeführt werden muß. Diese kann ihre Erklärung darin finden, daß beim langsamen Welken die Stomata geschlossen werden. Jedenfalls deutet die relativ geringe Proteolyse im Falle 20% O₂ im Verhältnis zu 2% O₂ darauf hin. In zerschnittenen Blättern sind die normalen Eintrittsstellen der Gase, die Spaltöffnungen, durch Wunden ersetzt. Jedenfalls ist die verringerte Proteolyse nicht auf Wundreiz zurückzuführen; denn dieser steigert den Abbau, wie ich seit Jahren regelmäßig beobachtet habe. Vielleicht ist die O₂-Diffusion auch noch in anderer Weise im welkenden Blatt gehemmt. Es müßte auf Permeabilitätsunterschiede geprüft und die in welken Blättern verringerte Photosynthese (Plantefol, Walter) mit berücksichtigt werden, die ja ebenfalls in der Richtung einer erniedrigten Sauerstoffspannung und auch eines KH-Mangels sich

auswirkt. Auch hier ergeben sich sofort wichtige ökologische Fragestellungen. Ich habe schon früher betont, daß Xerophyten den Eiweißabbau bei ungenügender Wassersättigung nicht in dem Maße zeigen wie Mesophyten. Ich führte das auf die geringe proteolytische Aktivität solcher Blätter zurück. Jetzt wissen wir, daß ein wichtiger Faktor der Aktivierung der Proteasen das Sauerstoffpotential ist, und somit ergibt sich die Frage: wie unterscheiden sich Xerophyten und Mesophyten in bezug auf Sauerstoffbedürfnis, Sauerstoffdiffusion bei verschiedenem Wassergehalt usw. Wir meinen, daß hier neue Möglichkeiten einer Erklärung der „Dürresistenz“ gegeben sind.

Ergebnis:

Es konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß der Eiweißabbau in welkenden Blättern ebenfalls auf O_2 -Mangel zurückzuführen ist, da hohe O_2 -Konzentration diesen Abbau zu hemmen oder aufzuheben vermag.

I. Schlußbetrachtungen.

Unter Verweis auf die am Schlusse der einzelnen Abschnitte gegebenen Zusammenfassungen der Ergebnisse kann gesagt werden, daß für die zentrale Stellung des Sauerstoffs im Eiweißstoffwechsel der Beweis erbracht ist, sofern wir zunächst lediglich das System Eiweiß-Aminosäurengemisch ins Auge fassen. Hohe Sauerstoffspannung stabilisiert die Eiweiße, schützt sie vor Abbau und fördert ihre Synthese. Niedere O_2 -Spannung macht die Proteine dem Angriff der Blattproteinasen zugänglich und fördert den Eiweißabbau. Alle Faktoren, die direkt oder indirekt die Sauerstoffkonzentration erhöhen, bewirken unter der Voraussetzung der synthetischen Fähigkeit des Blattes und eines genügenden Vorrates an Bausteinen Eiweißsynthese: Ich nenne in erster Linie die Sauerstoffkonzentration der Atmosphäre selbst und — unter natürlichen Bedingungen weit bedeutsamer — das Licht. Dieses bewirkt Öffnung der Stomata und erleichtert damit die Diffusion des Sauerstoffs; es bewirkt daneben im grünen Blatt die Bildung von Sauerstoff im Zuge der CO_2 -Assimilation, wobei uns besonders beachtlich erscheint, daß dieser Assimilationssauerstoff in der Zelle selbst entsteht, womit ein hohes Oxydationspotential geschaffen wird. Andererseits hemmen die Synthese bzw. fördern den Abbau alle jene Faktoren, die die O_2 -Konzentration herabsetzen: Lichtentzug und Wassersättigungsdefizit, wohl vorzüglich wegen ihres Ein-

flusses auf die Stomatasschließbewegung. Damit erscheint ein Mechanismus in seinen Grundzügen aufgezeigt, der allgemein physiologisch und ökologisch von großer Bedeutung sein und für die Existenz der höheren Pflanzen in den verschiedenen Klimaten der Erde sich zentral auswirken muß. Obwohl die ökologische Auswertung der Befunde noch nicht begonnen hat, erscheint schon jetzt klar, daß Pflanzen, die wegen ihrer Struktur (Sukkulente) oder wegen ihres Lebens in ungünstigen Klimaten für längere Perioden unter Sauerstoffmangel zu leiden haben, in der Art der Reaktion ihres Eiweiß-Proteinasen-Systems durch besondere Trägheit oder Resistenz ausgezeichnet sein müssen. In der Tat ist mir in meinen früheren Untersuchungen schon oft aufgefallen, wie ausgesprochene Xerophyten, ganz besonders auch Hart-sukkulenten, durch außerordentlich geringe Proteolyseintensitäten ausgezeichnet sind. Wie oben gezeigt (und in früheren Arbeiten von mir im Prinzip schon richtig dargelegt) nimmt der Gehalt an Protease mit der Blattentwicklung ab, der Aktivierungsgrad aber zu. In ausgewachsenen Blättern von immergrünen Pflanzen (z. B. Pinus, vgl. 1929) ist die Proteasekonzentration außerordentlich gering. Wäre das nicht der Fall, bestünde die Gefahr, daß bei der sehr ausgedehnten „Altersperiode“ der mehrjährigen Blätter bei häufig wiederkehrender Aktivierung der Proteasen über das normale Maß hinaus ein bald zum Tode führender Eiweißabbau ablaufen würde.

Was das Wesen dieses Mechanismus betrifft, der zugleich als eine Art regulatorisches Prinzip für den Gesamteiweißstoffwechsel der Pflanze erscheint, so haben wir an Blättern keinen genügenden Einblick gewinnen können. Das hängt mit der geringen Konzentration der Proteinasen im Blatt und ihrer Labilität zusammen. Deshalb haben wir unsere Untersuchungen noch auf andere Organe ausgedehnt, auch deshalb, weil uns daran lag, einen Gesamtüberblick über die natürlichen Regulationen des Eiweißstoffwechsels zu gewinnen.

Hier kann folgendes gesagt werden: die Proteinase der von uns untersuchten grünen Blätter gehört zum Papaintyp, läßt sich wie Papain durch Blausäure und durch Sulfhydrylkörper aktivieren. Aus den in Abschnitt F geschilderten Versuchen schließen wir, daß im intakten Blatt und im Blattbrei ebenfalls Aktivatoren vorhanden sind (indirekte Aktivatoren), die mindestens zum Teil nicht mit den eben genannten Körpern identisch sind. Alle Aktivatoren des Papains zeichnen sich dadurch aus, daß sie reduzierte und unter geeigneten Bedingungen reduzierend wirkende Substanzen sind. Das hat auch mein Mitarbeiter Tr. Schulze nachweisen können. Es

erscheint uns nicht unwahrscheinlich, daß nicht allein in der Form von Cystein, Glutathion usw. vorhandene lösliche Sulfhydrilkörper als Aktivatoren des Papains wirksam sein können, sondern auch die —S—S-Gruppen im Eiweiß, sofern sie reduziert sind und —SH-Charakter haben. Jede Erniedrigung des Oxydationspotentials, die die Reduktion der in jedem Plasma und in jedem Eiweiß vorhandenen —SS-Gruppen bewirkt, wird die Proteolyse in Gang bringen. Es erscheint uns sehr bedeutsam, daß auch das von Merck erhältliche, gereinigte Papain unter den reduzierenden Bedingungen die Sulfhydrilreaktion zeigt, worauf Graßmann und Schulze hingewiesen haben.

Es kann danach kein Zweifel sein, daß der wichtigste Aktivator des Papains immer in den Zellen vorhanden ist, wenn auch oft maskiert. Alle Bedingungen, die die Sulfhydrilgruppen freilegen, führen zum Abbau der Proteine. Im Experiment erschien als eine leicht beherrschbare Bedingung die Sauerstoffkonzentration selbst. Doch ist diese sicher nicht allein entscheidend. Schon unsere mit physiologisch recht einheitlichem Material durchgeführten Versuche zeigten uns immer wieder, daß dieselbe Sauerstoffkonzentration quantitativ nicht immer denselben Effekt im Eiweißumsatz herbeiführt. Offenbar kommt es in erster Linie auf das Sauerstoffbedürfnis der Zelle an und den Diffusionswiderstand und auf das unter den Versuchsbedingungen herrschende Oxydationspotential. Dieses hängt aber von verschiedenen Faktoren ab, u. a. von der Konzentration und dem Charakter der in der Zelle gegenwärtigen Redoxkörper, dann aber vor allem vom p_H . Je alkalischer ein Medium ist, desto leichter laufen Oxydationen ab. So ist zur Genüge bekannt, daß Pyrogallol seine im Laboratorium oft genützte Fähigkeit zur Absorption von Sauerstoff nur bei Gegenwart von Lauge entfaltet. So sind auch die Sulfhydrilkörper wie Cystein oder Glutathion nur in saurem Medium beständig. Schon bei p_H 7,5 gehen sie leicht in die Disulfidform über (vgl. Michaelis). Daraus ergibt sich, daß der Aziditätsmessung im Plasma erhöhte Beachtung zu schenken ist.

Die Aktivatoren des Papains können also indirekt wirken und unspezifisch sein, indem sie die Ursache der Reduktion der eigentlich spezifischen Aktivatoren sind, vielleicht der Sulfhydrilkörper. Und wir wagen die Vermutung, daß die in dem vom Papain angegriffenen Eiweißen enthaltenen '—S-Gruppen dabei eine Rolle mitspielen, vielleicht so, daß reduzierte Eiweiße der Proteolyse leichter verfallen als oxydierte. In dieser Richtung laufen unsere weiteren Versuche.

Der Einfluß geringer Sauerstoffspannung auf die Proteolyse erscheint in den Grundzügen klargestellt, obwohl, wie eben aufgezeigt, noch Einzelheiten zu klären sind. Jedoch ist die synthesefördernde Wirkung der hohen O_2 -Spannung weniger durchsichtig. Wir möchten annehmen, daß die Synthese der Eiweiße abläuft, wenn z. B. das Gleichgewicht zwischen Sulfhydryl- und Disulfidkörpern zugunsten der letzteren verschoben ist. Gehemmter Abbau bedeutet danach zugleich geförderte Synthese. Diese Auffassung liegt sehr nahe und erscheint überzeugend. Auf solche Verhältnisse wurde übrigens schon von Graßmann (1929) hingewiesen, und Waldschmidt-Leitz hat in einer kurzen Notiz ähnliche Auffassungen für den Stoffwechsel bösartiger Geschwülste geäußert.

Jedoch bietet diese Vorstellung noch einige Schwierigkeiten. Nach den heute geltenden Auffassungen der physikalischen Chemie wird der Katalysator Papain Synthese und Abbau der Proteine gleichermaßen beschleunigen. Die Richtung des Prozesses ist allein durch die Konzentrationen der gelösten Stoffe bedingt. Obige Auffassung, die aus leicht reproduzierbaren Befunden entwickelt ist, sieht aber vor, daß für die Richtung der Reaktion, für die Lage des anzustrebenden Gleichgewichtes noch andere Momente von Bedeutung sind, nämlich das Vorhandensein von solchen Aktivatoren, die allein den Abbau forcieren. Ihre Wirkung kann also nicht das Ferment an sich betreffen, sonst müßte auch deren synthetische Funktion gesteigert sein. Wie dieses Verhalten im einzelnen vorzustellen ist, wagen wir vorerst nicht zu entscheiden. Wenn für die Richtung, die der Eiweißstoffwechsel nimmt, das chemische Gleichgewicht bzw. die Konzentration der beteiligten Körper am Reaktionsort das Wichtigste ist, woran ich nicht zweifle, könnte man sich denken, daß die Aktivatoren des Abbaues die Konzentration von Eiweiß und Ferment in den spezifischen Oberflächen ermöglichen, während bei Abwesenheit dieser Aktivatoren und bei hohem Oxydationspotential vielleicht die Konzentration von Ferment und Aminosäuren in den Oberflächen erhöht ist, was sich in geförderter Synthese auswirken würde. Doch sind wir weit entfernt, dies beweisen zu können. Wir erkennen in solchen Situationen die Mängel unseres Wissens und unserer Methode. Um diese Fragen weiterzutreiben, ist nötig, daß erst einmal über den Stoffwechsel der so wichtigen Schwefelkörper in der Pflanze Genaues bekannt wird. Dieses Problem hat einer meiner Mitarbeiter aufgegriffen. Dann müssen wir über das Oxydationspotential in den plasmatischen Bezirken mehr wissen als bisher. Ich werde in einer in Kürze erscheinenden weiteren Arbeit

das Problem der Fermentaktivierung eingehender behandeln, als in diesem gedrängten Raum möglich ist.

Das Problem des Zusammenhangs von Atmung und Eiweißumsatz in Blättern erscheint damit in neuem Lichte¹⁾.

Gewebe mit hoher Atmung sind meist Orte starker Synthese. Der Zusammenhang scheint uns doppelter Art zu sein: Einmal wird die Atmung Energie vermitteln, die natürlich für die Eiweißsynthese nötig ist. Doch sind die Energiemengen, die beim Aufbau der Proteine aus Aminosäuren verbraucht werden, gering und wahrscheinlich im normalen Zellstoffwechsel leicht beschaffbar. Wichtiger erscheint uns, daß die Orte hoher Atmung auch solche guter Sauerstoffdurchströmung sind. In ihnen sind die Bedingungen der Oxydation der —SH-ähnlichen Aktivatoren und damit der Hemmung des Abbaues gegeben.

In diesem Zusammenhang erscheinen uns die Untersuchungen von Bumm und Appel von großer Bedeutung. Sie studierten den Einfluß des Glutathions auf den KH-Umsatz im Tumorgewebe. Es zeigte sich, daß reduziertes Glutathion (GSH) die Atmung nicht hemmt, aber die „Wirksamkeit“ der Atmung herabgesetzt: D. h. GSH hemmt die Pasteursche Reaktion, die der Ausdruck für die Verbindung von Atmung und Glykolyse ist. Während normalerweise die aerobe Glykolyse bedeutend geringer ist als die anaerobe (wahrscheinlich weil bei Aerobiose eine der Glykolyse entgegengesetzte synthetische Reaktion abläuft), wird in Gegenwart von GSH die aerobiontische Glykolyse bis zum Wert der anaerobiontischen gesteigert. Das besagt, daß die Glykolyse in Aerobiose hemmende (oder ihr entgegenlaufende Reaktion) Pasteursche Reaktion durch GSH gebremst wird, obwohl die eigentliche Atmung (am Sauerstoffverbrauch gemessen) unbeeinflusst bleibt. Nehmen wir mit Meyerhof und Warburg an, daß die Pasteursche Reaktion nur der Ausdruck einer Rücksynthese von Glukose aus den Produkten der Glykolyse ist, bei der Energie verbraucht wird, die durch Atmung geliefert wird, so können wir sagen, daß GSH verhindert, daß die bei der Atmung freiwerdende Energie zum Zwecke der Rücksynthese verwendet werde.

Das Tumorgewebe ist ein Gewebe, das im Verhältnis zu seinem Sauerstoffbedürfnis unter Sauerstoffmangel leidet. Die absolute Größe der Atmung ist dabei weitgehend gleichgültig. Wichtig ist allein, ob der Sauerstoffzustrom genügt, den Oxydationsstoffwechsel zu unter-

1) Vgl. hierzu Graßmann 1932; S. 154; Tr. Schulze; Mothes 1932.

halten. Genügt er nicht, werden je nach der Lage der Oxydationspotentiale gewisse in der Zelle vorhandene Redoxkörper den Sauerstoff ersetzen und als H-Akzeptoren wirken d. h. sie werden reduziert. So kommt es, daß im Tumor Glutathion als reduzierte Substanz (GSH) vorliegt. In dieser Eigenschaft hemmt sie die Synthese der Glukose (bzw. des Glykogens) aus Milchsäure.

Ganz entsprechend erscheinen mir die Verhältnisse im Eiweißstoffwechsel zu liegen. Genügt der Sauerstoffzustrom nicht, um die Aktivatoren in ihrer Oxydform (oder die Eiweiße und andere Schwefelwasserstoffverbindungen in ihrer oxydierten Disulfidform) zu erhalten, werden sie reduziert, und damit wird Papain aktiviert und die Eiweiße werden seinem Angriff zugänglich. Gleichzeitig wird die Synthese lahmgelegt, weil $-SH$ die zwischen energieliefernder Atmung und Eiweißsynthese notwendige Beziehung unterbindet. Diese Zusammenhänge werden deutlich durch die Verhältnisse in jungen und alten Blättern. Die Fermentkonzentration in jungen Blättern ist an sich wesentlich größer als in alten, sie kann etwa das Zehnfache betragen. Die Aktivierung des Fermentes für den Abbau ist in jungen Blättern aber relativ sehr gering. In jungen Blättern ist etwa nur ein Drittel des Papains aktiviert, im alten aber fast die Gesamtmenge (Fig. 7 und 8).

Dementsprechend findet man in jungen Blättern auch höhere Atmung und eine stärker zum Alkalischen neigende Plasmareaktion und eine stark hervortretende Eiweißsynthese, während in alten Blättern eine schwächere Atmung, mehr saure Reaktion und Eiweißzerfall vorherrschen.

Aus diesen Feststellungen folgern wir, daß ganz ähnlich wie im Bereiche des KH-Stoffwechsels auch im Eiweißstoffwechsel das bilanzmäßig erfaßbare Gleichgewicht, das im allgemeinen vorliegt, nur eine Scheinruhe darstellt und lediglich bedeutet, daß Aufbau und Abbau der Proteine sich die Waage halten. Ich nehme also an, daß im allgemeinen in jeder lebenden Zelle gleichzeitig Abbau und Aufbau von Proteinen ablaufen, und daß z. B. analytisch erfaßter Abbau nur sagt, daß bilanzmäßig der Abbau die Synthese übertönt¹⁾. Der entscheidende Regulator für

1) Ich befinde mich damit in einem gewissen Gegensatz zu der früher (1926) im Zusammenhang mit den Ergebnissen von Narkoseversuchen geäußerten Auffassung. Ich fand, daß in den ersten Tagen der Narkose Eiweißabbau nicht eintritt und sah die Ursache in dem noch genügenden Vorrat an KH. Die Ergebnisse werden wohl eine andere Deutung erfahren müssen. Einzeluntersuchungen habe ich

die Ausrichtung des Stoffwechsels nach Abbau oder Synthese hin ist der Sauerstoff bzw. das in der Zelle herrschende Oxydationspotential.

Ich danke der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft für die Bereitstellung von Apparaten und Chemikalien, den Herren H. Grimm und O. Blume für ihre Hilfe bei den Analysen, die sie im Rahmen des wissenschaftlichen Arbeitsdienstes bei mir durchgeführt haben.

Halle a. d. S., 15. Mai 1933.

Literaturverzeichnis.

- Ambros, O. u. A. Harteneck, Z. f. physiol. Chemie **181**, 24, 1929; **184**, 93, 1929.
 Bechhold, H. u. F. Hebler, Kolloidzeitschr. **31**, 132, 1922.
 Bernhauer, K., Die oxydativen Gärungen. Berlin 1932.
 Björkstén, I., Bioch. Z. **225**, 1, 1930.
 Bumm, E. u. H. Appel, Z. f. physiol. Chemie **210**, 79, 1932.
 Chibnall, A. C., Bioch. Journ. **15**, 60, 1921; J. biol. Chem. **55**, 333, 1923; Bioch. Journ. **18**, 387, 1924.
 Frankel, J. biol. Chem. **31**, 201, 1917.
 Gowentak, Corn., Rec. Trav. Bot. néerl. **26**, 19, 1929.
 Graßmann, V. u. Mitarb., Z. physiol. Chem. **179**, 41, 1928; ebenda **186**, 183, 1929; in Hdb. d. Bioch., Ergbd. S. 175, 1930; Z. physiol. Chem. **194**, 124, 1930; Z. angew. Chem. **44**, 105, 1931; in Ergebn. Enzymforsch. **1**, 129, 1932.
 Grünberg, G., Planta **16**, 433, 1932.
 Harder, R., Planta **11**, 207, 1930.
 Holter, Heinz, u. K. Linderstrøm-Lang, Z. physiol. Chem. **214**, 223, 1933.
 Jost, L., Jb. Bot. **27**, 403, 1895.
 Klein, G. u. K. Tauböck, Bioch. Z. **251**, 10, 1932.
 Kleinmann u. Stern, Bioch. Z. **222**, 31, 1930.
 Loew, A., Die chemische Energie der lebenden Zellen. Stuttgart 1906.
 Mendel u. Blood, J. biol. Chem. **8**, 177, 1910.
 Meyerhof, O., Die chemischen Vorgänge im Muskel. Berlin 1930.
 Mothes, K., Planta **1**, 472, 1926; Ber. D. Bot. Ges. **46**, (59), 1928; Planta **7**, 585, 1929; Ber. D. Bot. Ges. **48**, (24), 1930; Planta **12**, 686, 1931; ebenda **19**, 117, 1933.
 Noack, K., Z. f. Bot. **17**, 481, 1925.
 Okahara, K., Sc. rep. Tohoku imp. Univ. IV. Ser. **6**, 573, 1931.

nicht neu angestellt, weil sie mir in dem größeren Rahmen und angesichts der neu beigebrachten Tatsachen unerheblich erschienen. Es ist aber durchaus denkbar, daß Narkose durch Beeinflussung der Stomata und der Permeabilität die Sauerstoffdiffusion fördert und damit den Abbau nicht ohne weiteres forciert, obwohl die Synthese stillliegen kann.

- Osborne, B. u. E. Strauß, in Abderh. Hdb. biol. Arbeitsmeth. I, **8**, Lief. 39.
Paauw, F. van der, Rec. trav. Bot. néerl. **29**, 497, 1932.
Palladin, W. u. G. Kraule, Bioch. Z. **39**, 290, 1912.
Palladin, W., ebenda **44**, 318, 1912.
Plantefol, L., Ann. Sci. natur. Bot. X. s., **9**, 1, 1927.
Ringer u. Grutherink, Z. physiol. Chem. **156**, 275, 1926.
Rona, P., Fermentmethoden, Berlin 1931.
Rona, P. u. E. Mislowitzer, Bioch. Z. **196**, 199, 1927; **200**, 152, 1928; **202**, 453, 1928.
Schimper, Bot. Ztg. **43**, 737, 1895.
Schulze, Trg., Planta **16**, 116, 1932.
Schumacher, W., Jb. Bot. **70**, 389, 1929; ebenda **75**, 582, 1931.
Smirnow, A. J., Planta **6**, 678, 1929.
Stern, K. G., Bioch. Z. **236**, 464, 1931.
Stern, K. G., u. E. Stern, Bioch. Z. **252**, 81, 1932.
Ullrich, H., Z. f. Bot. **16**, 513, 1924.
Vickery, H. Br., The scientif. monthl. **31**, 408, 1930; Conn. Agr. Exp. Stat. New Haven Bull. **324**, 1931.
Waldschmidt-Leitz, E. u. Mitarb., Naturw. **17**, 85, 1929; **18**, 644, 1930; Z. physiol. Chem. **188**, 17, 1930; **198** 260, 1931.
Walter, H., Protoplasma **6**, 113, 1929.
Warburg, Otto, Über katalytische Wirkung der lebenden Substanz. 1928.
Willstätter, R. u. A. Stoll, Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. 1918.
Willstätter, R. u. Mitarb., Untersuchungen über Enzyme. 2 Bde. Berlin 1928.
Wolf, Joh., Planta **15**, 572, 1931.
Zaleski, W., Ber. Bot. Ges. **19**, 331, 1901; Bioch. Zschr. **23**, 150, 1910.
-

Über den Auxin-Quertransport und den Geotropismus der Avena-Koleoptile: Einfluß der Dekapitation.

Von Erich Nuernbergk.

Nach der Auxintheorie wird in der Spitze der Avena-Koleoptile ein „Auxin“ bzw. „Wuchsstoff“ genanntes Phytohormon gebildet, welches basalwärts strömt und die Zellen der Koleoptile zum Wachstum anregt. Ohne Vorhandensein von Auxin ist bei der Koleoptile ein Längenwachstum praktisch unmöglich (Literatur über dieses und das folgende s. bei du Buy-Nuernbergk 1932 nach). Das Auxin kann man durch Aufsetzen abgeschnittener Koleoptilspitzen auf Agarscheibchen in diesen auffangen, auch läßt es sich aus verschiedenen organischen Substanzen in relativ großer Menge extrahieren. Setzt man auxinhaltige Agarwürfelchen einseitig auf dekapitierte Koleoptilen auf, so erhält man die sogenannten „Wuchsstoffkrümmungen“. Man erklärt das Entstehen dieser Krümmungen durch die Annahme, daß das Auxin einseitig in den Keimscheiden basalwärts strömt und dadurch Anlaß zu einem einseitigen Wachstum derselben gibt.

Nun hat Dolk (1929, 1930, S. 29 ff.) gezeigt, daß auch die geotropische Krümmung der Avena-Koleoptile durch einen einseitigen Basal- oder „Längstransport“ von Auxin zustande kommt. Durch die achsennormal angreifende Schwerkraft findet vornehmlich in der massiven Spitze, jedoch auch noch in dem basalen Hohlteil der Koleoptile ein Auxin-„Quertransport“ statt, d. h. das Auxin wandert von der oben liegenden Seite des Organs zu dessen unten liegender Seite. Dadurch wird die Zenitseite auxinarm, die Nadirseite aber erhält um so mehr Auxin und wächst infolgedessen viel stärker als die Oberseite.

Wäre die Theorie Dolks über das Entstehen der geotropischen Krümmung uneingeschränkt richtig, so müßte man, wenn man auf die Schnittfläche dekapitierter Koleoptilen allseitig ein auxinhaltiges Agarplättchen setzt und dann die Koleoptilen horizontal legt, eine geotropische Krümmung erzielen können. Andererseits müßte sich eine einseitig mit Wuchsstoff versehene und darauf horizontal gestellte

Koleoptile ebenfalls geotropisch aufwärts krümmen, oder zum mindesten müßte die Krümmung stärker ausfallen, wenn sich das auxinhaltige Agarwürfelchen an der nach unten gekehrten Seite der Pflanze befindet als umgekehrt.

Die früher schon von Brauner (1923), später von Seubert (1925), F. W. Went (1926, S. 18) und dann von Dolk (1929, S. 1128; 1930, S. 50ff.) angestellten Versuche hatten das Ergebnis, daß sich in der Tat dekapitierte und darauf allseitig mit Wuchsstoff versehene Koleoptilen geotropisch krümmen können, während das praktisch nicht der Fall ist, wenn auf die Dekapitationsfläche kein Wuchsstoff gebracht worden ist. (Erst nach ca. 2 Std., dem Beginn der Regeneration der Auxinabgabe, fangen auch nicht mit Auxin versehene Stümpfe an, sich geotropisch zu krümmen; vgl. S. 103.)

Merkwürdigerweise führt aber, wie auch du Buy (1933, S. 880) bemerkt, und wie ich selbst beobachten konnte (s. S. 101), der zweite, eben erwähnte Versuch zu keinem positiven Resultat: Setzt man den Auxinagar einseitig auf die Stümpfe auf und legt diese dann horizontal, so bleibt die resultierende Wuchsstoffkrümmung dieselbe, gleichgültig ob sich das Auxinwürfelchen auf dem oben, oder dem unten liegenden Teil der Schnittfläche befindet.

Dolk variierte im übrigen seine oben genannten Experimente noch in der Richtung, daß er in verschiedenem apikalen Abstände dekapierte und dann allseitig Wuchsstoff aufsetzte. Je mehr basalwärts er dekapierte, um so länger mußte die Schwerkraft achsennormal einwirken, um zu einer eben sichtbaren geotropischen Krümmung zu führen. Dolk gelangte auf diese Weise zu dem Schluß, daß sich der durch den Geotropismus bewirkte Auxinquertransport in der Koleoptile mindestens auf ein 10 mm langes Stück, von der Spitze aus gerechnet, basalwärts erstreckt, wobei jedoch die „geotropische Empfindlichkeit“ in basaler Richtung sehr bedeutend abnimmt (in 10 mm Entfernung von der Spitze fand er die Präsentationszeit ungefähr 30—50mal so lang wie bei den intakten Kontrollen).

Gegen die von Dolk aus seinen Versuchen gezogene Folgerung von der Abnahme der geotropischen Empfindlichkeit nach der Basis hin, hat du Buy (1933, S. 845) mit Recht eingewandt, daß dabei keine Rücksicht auf das basalwärts sich vermindernde Reaktionsvermögen der Zellen auf Auxin genommen worden ist (s. du Buy Nuernbergk 1932, S. 519). Im engeren Sinne betrifft ja die „geotropische Empfindlichkeit“ nur die Intensität des unter dem Einfluß der Schwerkraft stattfindenden Auxin-Quertransportes. Für die Dauer der Reaktions-

zeit und das Ausmaß der geotropischen Krümmung ist jedoch nicht nur dieser Faktor von Belang, sondern auch die jeweilige Wachstumsgeschwindigkeit, die in unserem Falle u. a. weitgehend von dem Reaktionsvermögen der Zellen auf das Auxin abhängig ist (vgl. die analogen Vorstellungen du Buys [1933, S. 903, 911] über das Wesen der phototropischen Empfindlichkeit).

Aus den eben angeführten Überlegungen ergibt sich mit großer Wahrscheinlichkeit, daß die wirkliche Abnahme der geotropischen Empfindlichkeit in basaler Richtung bei der Koleoptile geringer ist, als den Dolkschen Zahlenangaben entspricht.

Um weitere Aufschlüsse über den unter dem Einfluß der Schwerkraft in dem hohlen Koleoptilteil stattfindenden Quertransport zu bekommen, stellte ich verschiedene Versuche an, die nachfolgend kurz beschrieben seien. Diese Experimente wurden unter Anwendung der F. W. Went'schen Auxin-Testmethode durchgeführt (Literatur s.: F. W. Went 1928, S. 14ff., sowie die bei du Buy-Nuernbergk 1932, S. 476ff. angeführten Arbeiten). Jeder der angegebenen Zahlenwerte stützt sich auf die Beobachtung von 12—15 Pflanzen. Gebraucht wurde Urin-Auxin, für dessen Bereitstellung ich Herrn Dr. A. J. Haagen-Smit bestens danke.

1. Versuch 24—25. 5. 33. Auxinkonzentration $\pm 15^{\circ}$.

Dieser Versuch ist schon auf S. 100 erwähnt worden.

Koleoptilen wurden dekapitiert und einseitig mit Auxin-Agar versehen. Dann wurden sie horizontal (genau: im Winkel von etwa 80° zur Senkrechten) gesetzt, wobei sich die Würfelchen entweder auf der Zenit- oder der Nadirseite der Schnittfläche befanden.

Die Krümmungen nach 110 Min. betrugen:

	Versuch I:	Versuch II:
Senkrecht stehende Kontrollen	$10,7 \pm 0,7$	$16,9 \pm 1,3$
Agarwürfelchen auf der Zenitseite	$10,1 \pm 0,7$	$16,5 \pm 2,3$
Agarwürfelchen auf der Nadirseite	$9 \pm 1,2$	$16,6 \pm 2,2$

Es ergibt sich, daß die Wuchsstoff-Krümmungen praktisch in allen 3 Fällen gleich groß sind.

2. Versuch 25. 5. 33. Auxinkonzentration $\pm 15^{\circ}$.

Es wurde der Transport durch horizontal liegende, etwa 5,5 mm lange Koleoptilzylinder untersucht. Apikale Schnittfläche etwa 4 mm von der Spitze entfernt. Beide Schnittflächen wurden in der gleichen Mediane mit einem 0,5—1 mm tiefen, senkrechten Einschnitt versehen, in den ein Glimmerplättchen gesteckt wurde. Beiderseits der

Glimmerplättchen wurden apikal je 1 Auxin-Agarwürfelchen, basal je ein auxinfreies Würfelchen angebracht. Die Glimmerplättchen standen horizontal, die Würfelchen jeder Seite also übereinander.

Es traten nach 90 Min. sehr schwache Krümmungen der Zylinder, teils nach oben, teils nach unten auf. Diese sind durch nicht ganz gleichmäßigen Kontakt der apikalen Würfelchen zu erklären. Die Agarwürfelchen der basalen Schnittfläche enthielten, wie die Analyse zeigte, sowohl oben als auch unten praktisch gleichviel Auxin. Somit ergab sich, daß auf der Zenit- und auf der Nadirseite der Zylinder ungefähr gleichviel Auxin transportiert worden war. Falls wirklich ein Quertransport unter dem Einfluß der Schwerkraft stattgefunden hat, so würde er innerhalb der Fehlergrenze der Methode gelegen haben.

3. Versuch 26. 5. 33. Auxinkonzentration $\pm 15^\circ$.

Intakte Koleoptilen wurden in 3—4 mm apikalem Abstand dekapitiert. Die Schnittflächen wurden 1 mm tief in der Ebene der Organmedianen eingeschnitten und in die Einschnitte je ein Glimmerplättchen gesteckt. Beiderseits der Glimmerplättchen wurden Auxinwürfelchen angebracht und dann die Pflanzen so horizontal gesetzt, daß sich die Agarwürfelchen übereinander befanden. Erst nach 180 Min. wiesen die Stümpfe geotropische Krümmungen von etwa $15\text{--}16^\circ$ auf. Auch Kontrollen, die sich von den Versuchspflanzen nur dadurch unterschieden, daß das Glimmerplättchen fehlte, und ein Auxinwürfelchen allseitig aufgesetzt worden war, ergaben Krümmungen (vgl. dazu Versuch 5 und 6).

In Übereinstimmung mit den Versuchen der auf S. 100 genannten Autoren finden wir hier also wohl einen Auxin-Quertransport in den Zylindern vor, doch beginnt dieser erst längere Zeit nach der Dekapitation wirksam zu werden.

4. Versuch 29.—30. 5. 33. Auxinkonzentration $\pm 8^\circ$.

Koleoptilen wurden in 3—4 mm apikalem Abstand dekapitiert und in 3 Serien eingeteilt. Serie 1 erhielt weder Agar noch Auxin. Serie 2 wurde sofort nach der Dekapitation mit Agarwürfelchen ohne Auxin versehen. Serie 3 bekam sofort nach der Dekapitation Agarwürfelchen mit Auxin. 10, 20, 30, 40 oder 60 Min. nach der Dekapitation wurden alle Pflanzen horizontal (ca. 80° zur Senkrechten) gesetzt. 65 bzw. 90 Min. (29. 5. 33.) nach dem Horizontalstellen erfolgte die erste Photographie, etwa 105 bzw. 180 Min. (29. 5. 33.) nach dem Horizontalsetzen das zweite Photo.

Die so gefundenen Krümmungen betragen durchschnittlich in Graden:

(Ein Strich bedeutet: nicht gemessen.)

Minuten nach Horizontalsetzen	65						105						330
Min. zwischen Dekapitation u. Horizontalsetzen	60	40	30	20	10	0	60	40	30	20	10	0	60—0
Dek. Kol. allein	—	—	—	—	—	—	5	3,1	0	—	0	0	>15 ¹⁾
Dek. Kol. + reiner Agar	0	0,2	2	0,4	1,2	0,6	3,1	1,5	1	0	0	—	
Dek. Kol. + Auxinagar	4,4	7,4	8,5	7,5	7,7	—	11,1	13,5	15,2	11,7	12,3	7,8	
Intakte Kontrollen	33,1												48,7
Minuten nach Horizontalsetzen	90						180						
Min. zwischen Dekapitation u. Horizontalsetzen	60	40	30	20	10		60	40	30	20	10		
Dek. Kol. allein	—	—	11 ¹⁾	—	—		15,9	16	—	12	7,8		
Dek. Kol. + reiner Agar	0,6	0,8	0	0	0		13,4	13	17,4	12	11,8		
Dek. Kol. + Auxinagar	9	7,7	12,2	11,6	11		11,2	12,3	17,8	18,7	17,2		
Senkr. Kontr. 1× dek.					12,7						5,5		
Senkr. Kontr. 2× dek.					7								
Intakte Kontrollen	41,5						44,1						

Das Ergebnis dieser beiden Versuche weist darauf hin, daß die Pflanzen ohne Agar, oder mit Agar ohne Auxin erst nach etwa 2 Std. zu krümmen beginnen, sobald die Regeneration der Auxinabgabe eingesetzt hat. Die Krümmungen erreichen dann aber bald einen Betrag, der denen der Koleoptilen mit Auxinagar gleichkommt (180—240 Min. nach Dekapitation). Die eigentliche Wirkung des Auxinaufsetzens ist um diese Zeit also schon abgelaufen.

Ob auf den Schnittflächen reiner Agar sitzt oder nicht, scheint für den Beginn des Prozesses der Regeneration wenig auszumachen. Es ergibt sich jedoch anscheinend bei den Stümpfen ohne Auxin eine etwas intensivere Regeneration, wenigstens sind die Krümmungen dieser Pflanzen nach 330 Min. etwas größer (vgl. dazu Thimann-Bonner 1933, S. 138).

1) Stärker gekrümmt als Koleoptilen mit reinem Agar und Koleoptilen mit Auxinagar, aber weniger als intakte Kontrollen.

2) Die Krümmung tritt in der Basis der Koleoptile innerhalb 120 Min. nach Dekapitation auf und ist daher die Folge von ursprünglich noch im Stumpfe vorhandenem Auxin.

5. Versuch 31. 5. 33. Auxinkonzentration $\pm 11^0$.

Versuchsanordnung wie bei dem 4. Versuch (29.—30. 5. 33), jedoch wurden die Stümpfe der dekapierten Koleoptilen teilweise wie bei Versuch 3 (26. 5. 33) mit Glimmerplättchen versehen. In Horizontallage standen die Glimmerplättchen meist wagerecht (Serie 1), bei einer Serie (2) aber senkrecht. Alle mit Glimmerplättchen versehenen Stümpfe wurden beiderseits der Plättchen mit je einem Auxinwürfelchen versehen. Der Versuchsserie (3) ohne Glimmerplättchen wurden allseits zwei übereinanderliegende Auxinwürfelchen aufgesetzt, so daß sämtliche Serien gleichviel Auxin erhielten. Photographiert wurde 90 Min. und ca. 205 Min. nach dem Horizontalsetzen.

Als dann betrugen die Krümmungen in Graden:

Krümmungen			Zeit zwischen Auxinaufsetzen und Horizontal- stellen
90 Min.	205 Min.	nach Horizontalstellen	
$7 \pm 1,7$	$23,5 \pm 3,4$	Serie 1. Koleoptilen mit wagerechten Glimmerplättchen	60 Min.
$9,6 \pm 1,1$	$26,9 \pm 3,5$		30 "
$4,3 \pm 1,8$	$20,2 \pm 2,9$		ca. 20 "
$2,8 \pm 1,7$	$16,8 \pm 3,3$		0 "
$2,8 \pm 1,1$	$18,0 \pm 3,5$	Serie 2. Koleoptilen mit senkrechten Glimmerplättchen	30 "
$17,9 \pm 4,0$	$30,3 \pm 5,3$	Serie 3. Koleoptilen ohne Glimmer- plättchen	60 "
$11,3 \pm 2,2$	$23,6 \pm 2,7$		30 "
$7,5 \pm 1,5$	$17,5 \pm 1,9$		± 20 "
$1 \pm 0,8$	$13,5 \pm 2,9$		0 "
$11 \pm 1,9$	$16,7 \pm 2,6$	Kontrollen: dekapierte senkrecht stehende Koleoptilen, denen ein- seitig Auxin aufgesetzt wurde.	

Das Ergebnis dieses Versuchs ist, daß sich im allgemeinen die Pflanzen ohne Glimmer während der ersten 90 Min. nach Horizontalsetzen stärker krümmen. Nach 205 Min. ist aber dieser Unterschied nicht mehr deutlich. Das in bezug auf die Horizontallage senkrechte Anbringen des Glimmers (Serie 2) hat nur zur Folge, daß die Krümmung etwas schwächer als bei Serie 1 und 3 ausfällt. Bemerkenswert ist, daß die geotropischen Krümmungen um so stärker ausfallen, je länger man nach der Dekapitation und dem Auxinaufsetzen mit dem Horizontal-

legen wartet, doch darf diese Zeit, wie auch schon der 4. Versuch ersehen läßt, nicht zu lange dauern, weil sonst das aufgesetzte Auxin inzwischen wieder verbraucht worden ist.

6. Versuch 2. 6. 33. Auxinkonzentration $\pm 75^0$.

Versuchsanordnung völlig wie bei dem 5. Versuch, jedoch war eine relativ hohe Auxinkonzentration genommen worden. Die Serie mit in bezug auf die Horizontallage senkrecht stehenden Glimmerplättchen fehlt hier. Dafür brauchte ich einige Versuchspflanzen zur Überprüfung der kürzlich von Laibach-Kornmann (1933) beschriebenen Experimente, nach denen man bei Koleoptilen auch schon Wuchsstoffkrümmungen erzielen kann, wenn man das auxinhaltige Agarplättchen einfach seitlich auf die Epidermis der Pflanze aufsetzt, also nicht mit irgendeiner Schnittfläche in Verbindung bringt.

Aus der nachfolgenden Tabelle ergibt sich, daß in der Tat auch schon ein auf die Epidermis seitlich aufgesetztes Agarwürfelchen mit 75^0 Auxin eine Krümmung hervorruft. Das Auxin ist also imstande, durch die Epidermis hindurchzudringen, was theoretisch für die Frage, wie der Auxintransport in der Pflanze vor sich geht, bedeutsam ist.

Tabelle zu Versuch 6.

Krümmungen in Graden			Zeit zwischen Auxinaufsetzen und Horizontal- stellen
90 Min.	150 Min.	nach Horizontalstellen	
$14,2 \pm 2,1$	$23,5 \pm 2,7$	Serie 1. Koleoptilen mit Glimmer	60 Min.
$17,5 \pm 1,4$	$27,1 \pm 2,4$	„	40 „
$13,0 \pm 2,0$	$28,3 \pm 3,5$	„	20 „
$10,2 \pm 1,5$	$27,7 \pm 3,5$	„	10 „
$22,7 \pm 1,9$	$26,1 \pm 3,2$	Serie 3. Koleoptilen ohne Glimmer	60 „
$12,8 \pm 1,1$	$19,8 \pm 1,5$	„	40 „
$13,0 \pm 1,5$	$26,7 \pm 2,7$	„	20 „
$10,7 \pm 1,2$	$20,7 \pm 1,2$	„	10 „
≈ 16	—	Laibach-Kornmann-Versuch	
$44,0 \pm 2,1$	$55,1 \pm 2,4$	Kontrollen: Intakte Koleoptilen	
$42,0 \pm 3,2$	—	„ Wuchsstoffkrümmungen dekapitierter Koleoptilen.	

Im übrigen ist das Ergebnis der Versuchsreihe 6 prinzipiell dasselbe wie das der vorhergehenden Reihe 5. Der Unterschied in der

Krümmung der Pflanzen mit und ohne Glimmer ist aber nicht so ausgeprägt. Das liegt daran, daß die Verwendung stärkerer Auxinkonzentrationen für die Anstellung solcher Versuche, wie sie hier beschrieben werden (und auch entsprechende phototropische Versuche), nicht so vorteilhaft ist. Sowie nämlich der Kontakt eines der Auxin-Agarplättchen mit der Schnittfläche nicht ganz gleichmäßig gewesen ist, bekommt man sofort „Wuchsstoffkrümmungen“. Einige der hier nicht im einzelnen wiedergegebenen Daten weisen klar darauf hin. Diese Wuchsstoffkrümmungen sind natürlich bei Verwendung stärkerer Auxinkonzentrationen auch größer und überschatten dann den Einfluß des Geotropismus auf den Auxin-Quertransport vollständig, ganz entsprechend dem Resultat der Versuche 1 und 2. Der Gebrauch kleiner Auxinkonzentrationen ist daher in den eben behandelten Fällen zur Erzielung exakter Resultate vorzuziehen.

Es fragt sich nunmehr, was für allgemeine Folgerungen wir in bezug auf unser Thema aus den beschriebenen Versuchen ziehen können.

Daß bei der intakten Koleoptile ein Auxin-Quertransport auch im Hohlteil des Organs stattfindet, trifft zweifelsohne zu. Dolks Theorie (vgl. S. 99) ist also prinzipiell richtig. Jedoch dürfen wir die Intensität dieses Quertransportes keinesfalls überschätzen. Er ist weit aus geringer als der Quertransport in der Spitze der Koleoptile (vgl. Tammes 1931, S. 80). Das hängt mit den anatomischen Verhältnissen des Organs zusammen. du Buy (1933, S. 895) hat hierauf erst kürzlich hinsichtlich der völlig analogen Bedingungen für das Zustandekommen der 3. positiven phototropischen Krümmung hingewiesen.

Wird nun die Koleoptile dekapitiert, so werden durch den direkten oder indirekten Einfluß der Wunde gleich Bedingungen im mehr basalwärts liegenden Gewebe geschaffen, die den Quertransport hemmen und zeitweise praktisch aufheben (vgl. du Buy 1933, S. 910, 911). Sofort nach der Dekapitation sind daher — auch nach Aufsetzen von Auxinagar auf die Schnittfläche — keine geotropischen Krümmungen zu erzielen, die direkt von der Schnittfläche aus basalwärts fortschreiten. Es kann sich dann nur die Basis einer Pflanze krümmen, zu der die Einwirkung der Wunde erst etwas später oder auch gar nicht mehr hindringt.

Zuweilen findet man die Basiskrümmungen sogar bei nicht mit Auxin versehenen Pflanzen innerhalb der für die Regeneration erforderlichen Zeit (\approx 120—150 Min.), ein Zeichen, daß trotz der mangelnden Auxinzufuhr in den Stümpfen noch genügend Wuchsstoff aus der

der Dekapitation vorausgegangenen Periode anwesend war, um Krümmungswachstum zu ermöglichen (vgl. Vers. 4).

Die Sistierung des Quertransportes nach der Dekapitation bedeutet nun nicht etwa: Aufhebung des Wachstums nach Auxinzugabe, bzw. Aufhebung des Auxin-Längstransportes. Jede Wuchsstoffkrümmung zeigt, daß das Wachstum sofort weitergehen kann, und das Auxin ohne Unterbrechung weiter basalwärts transportiert wird (s. auch Thimann-Bonner 1933, S. 137).

Einige Zeit nach der Verwundung beginnt jedoch wieder die Möglichkeit, daß ein Quertransport unter dem Einfluß des Geotropismus im Hohlteil zustande kommt. Die Krümmung wird viel stärker und erstreckt sich auch über den mehr apikal gelegenen Teil der Pflanze. Ganz analoge Tatsachen gelten auch für den Phototropismus (du Buy 1933, l. c. und S. 894). Aus Vers. 5, Serie 1 und Vers. 6, Serie 1 ist weiter zu schließen, daß der Quertransport schon eher beginnen kann, als die Regeneration der Auxinabgabe einsetzt. Man sieht nämlich auf den hier nicht reproduzierten Photos, die 120 bis 130 Min. (90 + 30 bzw. 90 + 40 Min.) nach Dekapitation und Auxinaufsetzen aufgenommen worden sind, daß die Krümmung bereits relativ nahe der Schnittfläche beginnt. Im übrigen erwähnte ich schon auf S. 104, daß der Quertransport, d. h. die Krümmung stärker ausfällt, wenn mehr Zeit seit der Dekapitation vergangen ist.

Aus dem oben Gesagten ergibt sich daher, wie wichtig es für die Deutung von Wuchsstoffexperimenten über die tropistische Empfindlichkeit von Koleoptilstümpfen und -zylindern, den daselbst vorhandenen Auxin-Quertransport und ähnliche Fragestellungen ist, den Einfluß der Verwundung zu berücksichtigen. Andernfalls sind fehlerhafte Schlußfolgerungen unvermeidlich.

Wie kommt nun wohl der Quertransport zustande? Zwei Möglichkeiten sind da zu erwägen.

1. Die Transportwiderstände für den Längstransport nehmen in dem oben liegenden Teil der horizontal gesetzten Koleoptile zu. Dadurch tritt eine geringe Stauung des Auxinstromes an der Oberseite auf, die Auxinkonzentration erhöht sich etwas, und als Folge davon wird das Auxin durch die Längswände der Zellen nach der unten liegenden Koleoptilseite hingetrieben. Vielleicht wird die Erhöhung des Widerstandes für den Längstransport in dem oben liegenden Organabschnitt sogar durch eine Verminderung des Widerstandes für den Längstransport in dem unten liegenden Koleoptilteil ergänzt. Beide

Prozesse würden sich hinsichtlich ihrer Wirksamkeit auf den Quertransport nur ergänzen.

Nach Möglichkeit 1 ist der Quertransport also eine sekundäre Folge einer Erhöhung der Transportwiderstände für den Längstransport.

2. Durch die achsennormal angreifende Schwerkraft wird direkt eine Wirkung auf die Längswände der Zellen ausgeübt und damit der Quertransport primär verursacht. Es findet dabei also keine Erhöhung bzw. Verminderung des Transportwiderstandes für den Längstransport statt, sondern das Auxin wird gewissermaßen von der Unterseite des Organs „angezogen“ und strömt dadurch nadirwärts.

Meine Versuche sprechen eindeutig dafür, daß nur die 1. Möglichkeit zutreffend ist, ganz abgesehen davon, daß du Buy (1933, S. 890ff., 897) dasselbe auch für den unter dem Einfluß des Lichtes stattfindenden Quertransport in der Koleoptile annimmt. Die Versuche 5 und 6 zeigen, daß die Krümmungen der Pflanzen ohne Glimmerplättchen immer etwas stärker als die der Stümpfe mit horizontal liegendem Glimmerplättchen ausfallen, und zwar unabhängig von der Zeit, die zwischen Horizontalstellen und Auxinaufsetzen verstrichen ist, und obwohl stets gleich viel Auxin auf die Pflanzen eingewirkt hat.

Dieses Ergebnis läßt sich folgendermaßen erklären: Infolge der Erhöhung des Widerstandes für den Längstransport auf der Zenitseite wird daselbst an der Schnittfläche das Eindringen des Auxins etwas erschwert. Infolgedessen sucht das Auxin mehr an dem unten liegenden Teil der Schnittfläche in diese einzudringen. Wo nun kein Glimmerplättchen vorhanden ist, kann es das wohl tun, wenn aber ein solches Hindernis besteht, dringt das Auxin nur in vermindertem Maße in die Zenitseite der Pflanze ein. So erhält die Unterseite der Pflanze ohne Glimmerplättchen relativ mehr Auxin und krümmt sich dann auch stärker.

Zu erwähnen ist hier auch noch, daß der von van der Wey (1932, S. 445) beschriebene Versuch über die Einwirkung der Schwerkraft auf den Längstransport eher für eine Behinderung des basalen Transportes durch sie als dagegen spricht. Auch die allgemein angenommenen Vorstellungen über den Einfluß der Schwerkraft auf die elektrischen Ladungen der Zellen sind mit den hier vertretenen Ansichten ohne weiteres zu vereinigen. Wird der Wuchsstoff wirklich durch die Wirkung eines elektrischen Potentialgefälles basalwärts transportiert (vgl. Went 1932; van der Wey 1932, S. 484), so hat dieses Potentialgefälle sicherlich nicht seinen Sitz in den Längswänden, sondern vielmehr in den Querwänden der Zellen samt anhaftendem Protoplasma. Wird nun

durch die Schwerkraft eine Potentialänderung primär erzielt, so bezieht sich diese Potentialänderung dann natürlich auch in erster Linie auf die Potentiale der Querwände samt Protoplasma. Die Längswände samt Protoplasma müssen dabei wahrscheinlich kaum wesentlich beteiligt sein. Es ist auch sehr schwer verständlich, wie ein Quertransport zustande kommen soll, wenn etwa die Längswände auf der Zenit- und auf der Nadirseite ein verschiedenes Potential annehmen. Die Transportwiderstände würden dadurch auf der einen Seite erhöht, auf der anderen Seite aber vermindert werden, per Saldo also unverändert bleiben. Es bliebe dann höchstens noch eine elektrostatische Anziehung des Auxins durch die Nadirseite übrig. Unverständlich bliebe dann aber immer noch der Ausfall der Versuche 5 und 6, der sich nicht gut erklären ließe, falls der Quertransport wirklich nach dem Prinzip der 2. Möglichkeit zustande kommen würde.

Daß sich im übrigen in Versuch 5 die Serie 2 mit den senkrecht stehenden Glimmerplättchen relativ schwach krümmt, möchte ich folgendermaßen erklären: Der Einschnitt bzw. die Verwundung trifft hier am meisten den Organabschnitt, der beim Zustandekommen der geotropischen Krümmung die aktivste Rolle zu spielen hat. Infolgedessen können die übrigen, den Quertransport bedingenden Faktoren nun nicht so wirksam sein, und daher tritt dieser nach bestimmter Zeit auch weniger im Ausmaß der Krümmung in Erscheinung.

Daß schließlich im Versuch 2 der Quertransport analytisch nicht nachgewiesen werden konnte, beruht wohl auf folgendem Umstand. Durch die Glimmerplättchen an der apikalen Seite verhinderte ich das ausschließliche Eindringen des Wuchsstoffes in die Nadirseite der Schnittfläche. Innerhalb von 2 Std. findet dann aber in den Zylindern, wie wir schon gesehen haben, kaum ein Quertransport statt. Dolk (1930, S. 34) machte den gleichen Versuch, jedoch ohne Glimmerplättchen an der apikalen Seite. Was er dann beobachtete, war nicht etwa der Quertransport in den Zylindern, sondern lediglich das erschwerte Eindringen des Auxins in den oben liegenden Teil der Schnittfläche.

Es kann wohl als sicher angenommen werden, daß die Gramineen-Koleoptilen und Organe mit ähnlich ausgesprochenem Wuchsstoff-Produktionszentrum (einige Dikotylen-Hypokotyle) untereinander alle ein ähnliches Verhalten aufweisen, wie es hier beschrieben worden ist. Bei anderen Wachstumstypen (s. du Buy-Nuernbergk 1932, S. 380 ff.) liegen aber vielfach Verhältnisse vor, die sich nicht ohne weiteres mit den für Avena gültigen vergleichen lassen (vgl. dazu auch Beyer,

1932). Ich wollte hierauf noch besonders aufmerksam machen, da gerade auf dem Gebiet der Tropismenphysiologie ein unkritisch durchgeführtes Streben nach Verallgemeinerung vielfach Anlaß zu Irrtümern gegeben hat.

Zusammenfassung.

Auf den unter dem Einfluß des Geotropismus stattfindenden Auxin-Quertransport in der Avena-Koleoptile übt eine Verwundung (z. B. Dekapitation) vorübergehend einen hemmenden Einfluß aus.

Wahrscheinlich ist dieser Quertransport die Folge von auf Zenit- und Nadirseite ungleichen Transportwiderständen für den Auxin-Längstransport.

Utrecht, Botanisch Laboratorium, im Juni 1933.

Literatur.

- Beyer, Ad. (1932): Untersuchungen zur Theorie der pflanzlichen Tropismen. Die Beziehungen zwischen geotropischer Krümmung und Wachstum bei Dikotylen. *Planta* **18**, 509. Berlin.
- Brauner, L. (1923): Über den Einfluß der Koleoptilspitze auf die geotropische Reaktion der Avena-Keimlinge. *Ber. D. Bot. Ges.* **41**, 288. Berlin.
- du Buy, H. G. (1933): Über Wachstum und Phototropismus von *Avena sativa*. *Rec. trav. bot. néerl.* **30**, 627. Amsterdam.
- u. E. Nuernbergk (1932): Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. I. *Erg. Biol.* **9**, 358. Berlin.
- Dolk, H. E. (1929): Über die Wirkung der Schwerkraft auf Koleoptilen von *Avena sativa* I, II. *Proc. Ak. Wetensch. Amst.* **32**, 40, 1127. Amsterdam.
- (1930): Geotropie en groeistof. *Diss. Utrecht.*
- Laibach, F. u. P. Kornmann (1933): Zur Methodik der Wuchsstoffversuche. *Planta* **19**, 482. Berlin.
- Seubert, E. (1925): Über Wachstumsregulatoren in der Koleoptile. *Z. Bot.* **17**, 49. Jena.
- Tammes, P. M. L. (1931): Über den Verlauf der geotropischen Krümmung bei künstlich tordierten Koleoptilen von *Avena*. *Rec. trav. bot. néerl.* **28**, 75. Amsterdam.
- Thimann, K. V. and I. Bonner (1933): The mechanism of the action of the growth substance of plants. *Proc. Roy. Soc. B* **113**, 126. London.
- Went, F. W. (1926): On growth-accelerating substances in the coleoptile of *Avena sativa*. *Proc. Ak. Wetensch. Amst.* **30**, 10. Amsterdam.
- (1928): Wuchsstoff und Wachstum. *Rec. trav. bot. néerl.* **25**, 1. Amsterdam.
- (1932): Eine botanische Polaritätstheorie. *Jb. Bot.* **76**, 528. Leipzig.
- Wey, H. G. van der (1932): Der Mechanismus des Wuchsstoff-Transportes. *Rec. trav. bot. néerl.* **29**, 379. Amsterdam.

Das Auftreten weißbunter (panaschierter) Pflanzen in der Natur.

Von E. G. Pringsheim und W. Schwarz.

Mit Tafel III.

In der Absicht, geeignete Beispiele für zytologische und entwicklungsphysiologische Fragen zu finden, wurde durch drei Jahre bei Ausflügen auf das Auftreten weißbunter Individuen wildwachsender Pflanzen geachtet. Infolge der Übersiedelung des einen von uns von Prag nach Darmstadt wurde das Gebiet, welches durchstreift wurde, erheblich erweitert. Wir beschlossen, unsere Funde gemeinsam vorzulegen, da das Suchen einem gemeinsamen Plane entsprang. Was wir zeigen wollten, ist nur, daß panaschierte Pflanzen an vielen Orten häufig vorkommen. Eine wissenschaftliche Vertiefung ist Zukunftshoffnung.

Derartige Listen, wie wir sie geben wollen, sind unseres Wissens bisher für Mitteleuropa nicht vorhanden. Manche Autoren, so Küster (1925), Correns u. a., erwähnen das Vorkommen derartiger Anomalien mehrfach und legten im Freien gefundenes Material ihren Untersuchungen zugrunde. Doch hat z. B. Küster, welcher sagt, es sei die „Verbreitung der sektoriellen Panaschnüre sehr groß“ und sie komme „spontan bei vielen wildwachsenden Kräutern“ vor, nur wenig Fälle genannt und meist keine Artnamen hinzugefügt. Dagegen haben Rischkov (1927 u. 19??) und Pollan (1929) für verschiedene Gegenden der Sowjetunion Fundlisten aufgestellt, welche bei uns gänzlich unbekannt geblieben zu sein scheinen. Aus diesen geht dasselbe hervor, was wir fanden, nämlich, daß Panaschüre in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen auftritt, jedoch durchaus regellos, und daß man im Freien eine große Menge weißgefleckter Individuen sammeln kann, an manchen Orten gehäuft. Die Listen von Rischkov umfassen 69 Arten wilder und kultivierter Arten, die von Pollan 77. Gemeinsam sind den Listen beider 27 Arten, so daß im ganzen 119 verschiedene Arten panaschiert gefunden worden sind. Unsere Funde erreichen lange nicht solche Zahlen. Wir haben nicht so viel Zeit

darauf verwendet und bisher diesen Sammelsport erst seit kurzem gepflegt. Unser Hauptinteresse ging ja auch auf das weitere Verhalten unserer Pflanzen. Bisher hat Schwarz 30 und Pringsheim 20 Funde zu verzeichnen.

Natürlich ist die Zahl der gesehenen Individuen größer als die angegebene Zahl der Arten. Bei manchen Arten waren an gewissen Standorten die panaschierten Exemplare so häufig, daß nicht alle aufgezeichnet wurden. Das gilt z. B. für *Trifolium pratense* und *Rumex arifolius* auf einer Wiese in der Slowakei, wo ein genetischer Zusammenhang der verschiedenen Individuen wahrscheinlich war. Andere Arten wurden dagegen auf derselben sehr großen Wiese, über die den einen von uns (P.) viele Wochen lang täglich der Weg führte, nur ein einziges Mal panaschiert angetroffen, z. B. *Polygonum convolvulus*, nach dem immer wieder gesucht wurde, weil das erste Exemplar zu welk geworden war, um in der Kultur anzugehen.

An den Nachweis des häufigen Auftretens panaschierter Pflanzen schließen sich Fragen verschiedenster Art an. Zunächst ist dadurch bewiesen, daß die doch wohl zugrunde liegenden Mutationen nicht an besondere Umstände gebunden sein können. Selbst die Vorstellung, daß sie durch die Kulturbedingungen begünstigt werden, hat nicht viel Wahrscheinlichkeit für sich. Man wird nur in der Kultur auf Abweichungen leichter aufmerksam, weil alle Individuen erhalten bleiben und leicht beobachtet werden können. Das gilt für andere Mutationen noch mehr als für die meist leicht erkennbare Weißfleckigkeit.

Daran schließt sich sogleich die Frage der Erhaltung im Kampf ums Dasein, der für die teilweise oder gar überwiegend chlorophylllosen Individuen erschwert sein muß, so daß sie im Freien leicht überwuchert werden können. Wenn dennoch eine Menge starker Pflanzen mit großen weißen Flecken gefunden werden, so muß der Schaden nicht allzu groß sein. Freilich ist uns nie bekannt, ob die gefundenen Individuen aus einer eben erst oder doch am gleichen Individuum aufgetretenen Mutation stammen oder Nachkömmlinge der ersten mutierten Pflanzen darstellen, die sich trotz Weißfleckigkeit fortpflanzen konnten.

Aus diesem Grunde ist es eine der Hauptaufgaben bei der Beschäftigung mit derartigen Funden, das Verhalten in späteren Vegetationsperioden zu verfolgen. Dabei muß sich nicht nur zeigen, ob die Erscheinung erblich ist und wie sie sich bei der Vererbung verhält, sondern auch, ob bestimmte Außenumstände das Auftreten der weißen Flecke bei gegebener Erbkonstitution begünstigen. Wir hatten z. B.

den Eindruck, als ob Beziehungen zwischen Panaschüre und Chlorose vorkämen; aber hier fehlen noch sichere Grundlagen.

Man kann zweifeln, ob es richtiger ist, die gefundenen panaschierten Pflanzen auszugraben, resp. ihre Samen einzuernten, um das Verhalten im Garten weiter zu untersuchen, oder ob man nicht lieber die natürlichen Verhältnisse ungestört lassen soll, um in den nächsten Jahren zuzusehen, ob die Pflanzen sich erhalten oder durch Samen verbreiten. Meist wird die Entscheidung nicht in die Hand des Beobachters gelegt sein. Nur wenn es sich um eine Stelle handelt, an die man bestimmt wieder kommt, und die leicht kenntlich ist, und um Pflanzen, die genug auffallen, um sie wieder zu finden, wird man sich entschließen, das interessante Material einem unsicheren Schicksal zu überlassen. Offenbar wird die Erhaltung wahrscheinlicher sein, wenn es sich um Stauden handelt, die vielleicht durch rein grüne Zweige genug Reserve-material gewinnen können, damit auch weiße Triebe wachsen können, als wenn es einjährige Kräuter sind, deren Keimpflanzen schon im Kampf mit besser ausgerüsteten Gegnern benachteiligt sind. Bisher ist es gelungen, stark weißfleckige Stöcke von *Heracleum Sphondylium* und *Petasites albus* wieder zu finden. Bei *Trifolium*, *Rumex* u. a. war die Wiedererkennung nicht sicher möglich. Nicht immer ist es leicht, die panaschierten Pflanzen von chlorotischen, von Parasiten befallenen oder sonst kranken zu unterscheiden. Dadurch kann auch die ökologisch wichtige Entscheidung schwer werden, ob die weißbunten Individuen von den normal grünen überwuchert werden oder doch hinter ihnen zurückbleiben. Nur am Standort ist eigentlich über diese, auch für die Abstammungslehre bedeutungsvolle Frage etwas auszumachen.

Liste der von E. G. & O. Pringsheim gefundenen panaschierten Pflanzen.

1. *Astrantia major* L. Zweimal, fast an der gleichen Stelle, am Aufstieg zum Rießersee in Garmisch, einmal 1930, einmal 1931, Juli. Sektoriale Panaschierung mit scharfer Grenze. Helle Flecke rein weiß. Grenze teilweise am Mittelnerv.

2. *Brunella grandiflora* Jacq. Garmisch, in der Nähe der Almhütte unter der Kapelle. Kleine Pflanze mit hellgrünen Flecken auf den Blättern. Ende Juli 1932.

3. *Centaurea Phrygia* L. Svätý Križ nad Hronom (Heiligkreuz an der Gran in der Slowakei). Weißgelber Sproß, ganz ohne grüne Flecke, aus einem Rhizom, das sonst grüne Sprosse trägt, hervorkommend. Offenbar Knospenmutation. Mitte August 1932.

4. *Centranthus ruber* D.C. Ville franche, nahe Nizza an der französischen Riviera. Halbseitig sektorial panaschierte Pflanze, mit Blütenstand im Knospenzustand. Eine Hälfte der Pflanze gelb, die andere grün. Die Grenzen der Areale gehen meist an den Mittelrippen entlang, falls ein Blatt nicht rein grün oder gelb ist. Das ist jedoch, wie auch in anderen Fällen, nur eine Regel, von der es Ausnahmen gibt, bei denen das eine Areal über die Mitte hinausreicht. Die Grenzen sind ganz scharf. April 1930.

5. *Erodium cicutarium* l'Hérit. Am oberen Ende des Serpentinweges zum Rießersee in Garmisch. Sektorial bis pulverulent mit scharfen Grenzen. Helle Flecke weißlich. Juli 1931.

6. *Galeobdolon luteum* Huds. In gemischtem Wald bei Garmisch. Sektorial mit scharfen Grenzen. Juli 1930.

7. *Heracleum Sphondylium* L. Auf einer steinigigen Wiese. Zwei Pflanzen dicht beieinander, stark weißfleckig, hauptsächlich am Rande entlang, während die Mitte heller grün ist als normale Pflanzen. Eine andere Pflanze in der Nähe ist nur hell- und dunkelgrün gefleckt ohne Bevorzugung des Randes. Sektoriale Panaschüre mit scharfen Grenzen. Diese sehr auffallende Erscheinung wurde nur einmal beobachtet und konnte genau verfolgt werden. Die in Kultur genommenen Pflanzen wiederholten im nächsten Jahre die gleiche Erscheinung. Die weißfleckigen blieben merklich kleiner als die fast normal grüne. Am Standort kamen im nächsten Jahre keine panaschierten Pflanzen mehr zum Vorschein. Die beiden erstgenannten Pflanzen wurden photographiert (Fig. 1). Juli 1931.

8. *Impatiens nolitangere* L. In kurzer Zeit wurden in Garmisch auf engem Raum drei Exemplare gefunden, welche alle sektoriale bis pulverulente Panaschüre mit scharfen Grenzen zeigten. Die grünen Flächen waren größer als die weißen; doch waren die Pflanzen schwach. Juli 1930.

9. *Knautia arvensis* (L) Coult. Am Rießersee in Garmisch im Gebüsch nahe dem See. Sektorial mit unscharfen Grenzen(?) panaschierte Rosette, welche in Kultur genommen, ihre Eigenart beibehielt und im nächsten Jahre im Garten blühte. Juli 1930.

10. *Medicago sativa* L. Auf der Pfarrwiese in Svaty Križ im Überschwemmungsgebiet, wo Luzerneäcker in der Nähe sind. Mehrere Blätter des Sprosses stark eigelb gefleckt, sektorial mit scharfen Grenzen, zum Teil genau halbiert, zum Teil mit kleinen hellen Strichen, zum Teil nur gelbgrüne oder hellgrüne Flecke tragend, kaum ein Blatt

ganz grün. So auch in der Kultur, wo die Pflanze gut gedeiht und blüht. Mitte August 1931.

11. *Petasites albus* (L.) Gaertn. Wurde in der Umgebung von Garmisch-Partenkirchen dreimal an weit auseinanderliegenden Stellen gefunden. 1. Faukenschlucht bei Partenkirchen. Juli 1931. Nur an einem Blatt kleiner weißer Fleck, schwacher Sproß. 2. Ähnlich. Partnachtal. Juli 1932. 3. Kramerplateauweg, vor der Reife bei der Almhütte. Zwei Blätter einer Pflanze zwischen normalen Exemplaren haben große, weißgelbe Flecke. Scharfbegrenzte Sektorialpanaschüre. Juli 1931 (Fig. 2).

12. *Polygonum Convolvulus* L. Svaty Križ, Pfarrwiese, Ende August 1931. Pflanze stark panaschiert, Blätter teilweise weiß bis zur Mittelrippe, teilweise gesprenkelt, und zwar sehr fein. Einige Blätter fast ganz elfenbeinfarben, nur mit kleinen grünen Strichlein nahe der Mittelrippe. Nur ein Zweig panaschiert, der aber lang und gut entwickelt ist, alle anderen normal, Knospenmutation?

13. *Ranunculus repens* L. Pulverulent panaschiert mit scharfer Grenze. Garmisch. Juli 1930.

14. *Ranunculus spec.* (*lanuginosus* L.?) Pfarrwiese in Svaty Križ, Mitte August 1931. Eine Pflanze mit einem pulverulent, stark gelb gefleckten, eine andere mit mehreren hellgrün gefleckten, sektorial panaschierten Blättern. Die Pflanzen bleiben in der Kultur ebenso.

15. *Rumex arifolius* All. Sowohl 1931 wie 1932 mehrere Pflanzen mit panaschierten Blättern gleicher Art in Svaty Križ, wo die Art gemein ist, gefunden, im ganzen mehr als sechs (Fig. 3). Gewöhnlich sind die Blätter, die die Erscheinung zeigen, entweder fast ganz oder etwa zur Hälfte, d. i. bis zur Mittelrippe hellgelb und bekommen auch in der Kultur ab und zu derartige Blätter. Es fällt auf, daß die weißen Stellen besonders gern abgefressen werden, wahrscheinlich von Nacktschnecken.

16. *Salvia pratensis* L. Diese Art neigt besonders stark zur Panaschüre, die immer das gleiche Aussehen hat. Einmal wurden 4 Stück dicht beieinander auf der Gemeindewiese in Svaty Križ gefunden, von denen eins so große rein weiße Flecke hatte, daß es von weitem auffiel. Die Beobachtungen erstrecken sich auf drei Sommer. Manchmal erschienen die Flecke etwas gelblich. Auch in der Kultur behielten die Pflanzen ihr Aussehen bei und schienen nicht hinter grünen zurückzustehen. Die Flecke, die ihrerseits ungleiche Farbe, nämlich alle Abstufungen von elfenbein bis dunkelgrün, aufwiesen, waren

auch bei dieser Art öfters durch die Rippen begrenzt, aber nicht immer genau. Im ganzen wurden mehr als 10 panaschierte Pflanzen gefunden.

17. *Thymus Serpyllum* L. Garmisch-Partenkirchen, zweimal gefunden. 1. Ferchental am Weg nach dem Schachen. Mehrere kriechende Sprosse mit weißgesprenkelten Blättern. Andere Zweige der gleichen Pflanze rein grün. 23. Juli 1931. — 2. Oberhalb des Sommerkellers am Wege nach dem Pflegersee, dicht am Wegrand, an schattiger, schräger Stelle (Fig. 4). Mehrere Sprosse, wohl ursprünglich aus Ausläufern derselben Pflanze entstanden. Die Kultur gelingt nicht sehr gut, die Flecke sind halbseitig oder unregelmäßig verteilt. Am gleichen Ort das nächste Jahr nichts mehr. 3. August 1931.

18. *Tormentilla erecta* L. Ähnliche Stelle wie die letztbeschriebene, nicht weit von dieser. Eine Pflanze zwischen Gras mit teilweise sektorial panaschierten Blättern. Andere Pflanzen der Umgebung, wo die Art gemein ist, alle rein grün. 3. August 1931.

19. *Trifolium pratense* L. Diese Art zeigt sehr häufig Panaschüre, aber nicht immer der gleichen Form. So wurden auf den Wiesen um Svaty Križ im August und September 1931 sieben gefleckte Pflanzen gefunden, und außerdem eine weißadrigre Modifikation, von der nicht feststeht, ob sie zu den Panaschüreformen gerechnet werden darf. Diese schlug in der Kultur auf Grün zurück. Folgende Arten der Panaschüre konnten unterschieden werden: 1. Die meisten Pflanzen zeigten etwa dasselbe, wie das beschriebene *Medicago*-Exemplar, nämlich sektoriale Panaschüre mit gelben Flecken, durch die die Blättchen oder auch die ganzen Blätter häufig wie halbiert aussahen. 2. Blätter vorwiegend innen grün, außen gelb oder gelbgrün. 3. Sektorialpanaschüre hellgrün-dunkelgrün. 4. Sektorialpanaschüre mit schneeweißen Flecken, die im Wachstum zurückzubleiben pflegen; auch die ganze Pflanze wächst nicht sehr kräftig im Gegensatz zu den gelbgefleckten, die hinter normalen kaum zurückbleiben. Alle Formen in der Kultur konstant. Überall sind die Grenzen der Flecke scharf.

20. *Verbascum phlomoides* L(?). Kleine Rosette in einer Kleewiese in Svaty Križ mit zwei Blättern, welche scharf begrenzte weiße Flecke zeigen. September 1931. In der Kultur wurden nur noch grüne Blätter gebildet. Die Pflanze wächst ganz normal.

Liste der Funde von W. Schwarz.

1. *Achillea millefolium* L. Sämtliche Blätter panaschiert; keine Beziehung zwischen den weißen Arealen und der Blattstellung. Ein Blatt genau halbiert, auch die Mittelrippe der Länge nach halb

bleich, halb grün. Sonst Grenzen auch mit der Rippe eines Seitenblättchens übereinstimmend. Scharfe Grenzen. Später weiß werdende Teile an jungen Blättern gelb. Wiese bei Čelakovice an der Elbe in Böhmen. Juni 1930.

2. *Beta vulgaris* L. (Dickwurz). Es wurden am gleichen Ort, nämlich Lichtenberg im Odenwald, zwei Pflanzen ungleicher Fleckung gefunden. Erste Pflanze: Blätter alle sektorial panaschiert, Sektoren unregelmäßig, nicht durch Nerven begrenzt. Einzelne der weißen Flecke mit zahlreichen kleinen grünen Spreukeln. Zweite Pflanze: Ein Blatt mit grünem Binnenfeld und weißem Rand, wobei der Bau der einer Periklinalchimäre mit grünem Binnen- und weißem Mantelgewebe ist. An anderen Blättern einzelne Flecke mit gleichem Bau. Koll. Lehrer Lautenschläger. (An solche Pflanzen knüpft sich im Odenwald ein eigentümlicher Aberglaube. Beim Besitzer des Feldes, auf dem eine panaschierte Dickwurz gefunden wird, soll kurz nach dem Funde ein Familienmitglied sterben.)

3. *Borrago officinalis* L. Zwei Pflanzen, welche sektorial bis pulverulent panaschiert waren, in einem Gemüsegarten bei Darmstadt. Juni 1932.

4. *Campanula spec.* Blätter sektorial bis mosaikförmig panaschiert. Die kleinen weißen Einsprengsel unregelmäßig begrenzt. An manchen Blättern eine Hälfte vorwiegend weiß, doch nicht so, daß die Mittelrippe die Grenze bildet. Die mehr oder weniger weiße Hälfte oft im Wachstum zurückgeblieben. Das Blatt ist dann nach dieser Seite hin gekrümmt (vgl. Pringsheim 1931). Lobosch bei Lobositz in Böhmen, Mai 1930.

5. *Cardamine pratensis* L. Gelbgrün sektoriert. Juni 1932.

6. *Cochlearia Armoracea* L. Dreimal gefunden. Erste Pflanze: Alle Blätter scharf sektorial panaschiert. Ein Blatt zur Hälfte grün, zur Hälfte weiß. Grenze ist die Mittelrippe. Auf der weißen Seite befindet sich nahe dem Rande ein rein grünes Gewebestück wie ein Blattzahn. An einem anderen Blatte ebenfalls eine Hälfte weiß, eine grün, doch greift das weiße Areal nahe der Spitze etwas über die Mittelrippe hinaus. Die übrigen Blätter mit \pm großen weißen Sektoren.

7. *Fragaria vesca* L. var. *monophylla*. Einzelne Blätter mit weißen oder gelben Sektoren. Botan. Garten Darmstadt. Juni 1931, Koll. Gärtner Hefner.

8. *Galeobdolon luteum* Huds. Alle Blätter sektorial bis pulverulent panaschiert. Park von Schloß Lichtenberg im Odenwald. September 1931.

9. *Galium mollugo* L. Streng sektoriale Panaschierung. An dem ältesten noch vorhandenen Blattwirtel ein Blatt halb weiß, halb grün. Im nächsten Wirtel das über dem genannten stehende Blatt ganz weiß. Die benachbarten Blätter halb weiß, halb grün. Die weißen Hälften dem weißen Blatte zugekehrt. Darauf folgt ein verkümmerter Wirtel. Im nächsten Blattwirtel ist eine Drehung der Grenze um 180° zustande gekommen, d. h. es befinden sich in diesem Wirtel zwei weiße Blätter und ein halb weiß, halb grünes über den grünen des nächst unteren entwickelten Blattwirtels. Im nächsten, dem letzten Wirtel ein weißes und zwei geteilte Blätter über den entsprechend tiefer stehenden. Achselsprosse: Diejenigen aus grünen Blättern rein grün. In den Achseln weißer Blätter sind keine Sprosse vorhanden! Sprosse in der Achsel von halb weiß, halb grünen Blättern sind ebenfalls geteilt, und zwar so, daß die Teilungsebene zwischen weißen und grünen Arealen mit der des Tragblattes übereinstimmt. Wiese bei Čelakovice. Juni 1930.

10. *Geranium Robertianum* L. Einzelne Blätter mit weißen Sektoren auf Blattfiedern. Rein sektorial ohne Beziehung zwischen Fleckung und Blattstellung. Botan. Garten in Darmstadt. Juli 1931.

11. *Helichrysum arenarium* (L.) D. C. Einige Blätter mit weißen Sektoren, Mainzer Sand. Mai 1932.

12. *Hypericum elegans* Stephan. Sektorial panaschiert mit scharfen Grenzen. Exkursion der deutsch. bot. Gesellsch. in der Umgebung von Erfurt. Juni 1930.

13. *Linaria Cymbalaria* (L.) Mill. Ein ganzer Sproß trug nur panaschierte Blätter, welche hellgrüne Sektoren auf normal grünem Grunde zeigten. Mauer in Lichtenberg im Odenwald. August 1931.

14. *Medicago falcata* L. Sektorial panaschiert mit scharfer Grenze. Gefunden wie 12.

15. *Melandryum rubrum* Garcke. Eine Hälfte der Pflanze vorwiegend mit grünen, die andere mit panaschierten oder weißen Blättern.

16. *Pastinaca sativa* L. wurde zweimal gefunden. Erste Pflanze: Fiederchen der ersten beiden Blätter weiß gepunktet. Drittes Blatt rein grün. Am vierten Blatt Fiederchen sektorial bis pulverulent panaschiert. Das fünfte und sechste Blatt grün, das siebente, das ungefähr über dem vierten steht, wieder panaschiert. Früchte im unreifen Zustand rein grün. Umgegend von Darmstadt. Juni 1931. Zweite Pflanze: Alle Blätter gelb mit weißem Rand. Bau einer Periklinalchimäre. Lauffach im Spessart. Juli 1932.

17. *Peucedanum palustre* (L.) Moench. Zweimal gefunden, beide Exemplare ganz gleich, obgleich von weit auseinander liegenden Orten. Aus einem Wurzelstock grüne und gefleckte Sprosse. Jedes Blättchen mit grüner Mitte und gelblichem Rand. 1. Wiese bei Čelakovice in Böhmen. 2. Wiese in der Nähe des botanischen Gartens in Darmstadt.

18. *Poa pratensis* L. Einige Ährchen mit ganz weißen Spelzen, andere mit normal grünen. Bei einigen Ährchen die Spelzen der einen Ährenlängshälfte grün, die der anderen weiß. Einige Ährchen mit in der Längsrichtung weiß grün gestreiften Spelzen. Am Lobosch bei Lobositz in Böhmen. Koll. F. Mainx. Mai 1930.

19. *Polygonatum multiflorum* (L.) All. Pflanze hatte nur zwei Blätter, die beide panaschiert, mit weißen Längsstreifen, die nicht immer von Blattbasis zur Spitze durchlaufen.

Eberstädter Tanne bei Darmstadt. Mai 1931.

20. *Populus tremula* L. An einem jungen Trieb eines jüngeren Baumes zwei panaschierte Blätter. Auf beiden Blättern ein breiter weißgelber Sektor mit scharfen Grenzen. Gaulgesheimer-Kopf bei Mainz. Mai 1932.

21. *Prunus avium* L. Junger, etwa 3 Jahre alter Sämling. Weißgrün sektoriert. Ein Blatt bis zur Mittelrippe weiß, andere Hälfte grün. Ein anderes Blatt bis auf die Basis ganz weiß. Messeler Wald bei Darmstadt. Mai 1932.

22. *Sanguisorba officinalis* L. Drei Sprosse an einem Rhizom tragen panaschierte Blätter. Immer ist ein Teil der Blättchen eines Blattes rein grün, nie alle weiß oder gefleckt. Art der Panaschüre sektorial bis pulverulent. Eine Regel kann in der Anordnung der panaschierten Blätter nicht erkannt werden. Feuchte Wiese bei Čelakovice. Mai 1930.

23. *Sanguisorba minor* Scop. Zwei Blätter einer Pflanze panaschiert, alle Blättchen der betreffenden Blätter grünweiß sektoriert. Wiese in der Nähe von Lieblos bei Gelnhausen. September 1931.

24. *Sedum acre* L. Ein Seitensproß der betreffenden Pflanze ist panaschiert. Blätter dieses Sprosses mit grünem Kern und weißem Mantel, also periklinalchimärenartig gebaut. Am Lobosch bei Lobositz in Böhmen. Koll. F. Mainx.

25. *Silva pratensis* (Crantz) Bess. Alle Blätter grün mit weißem Rand. Deutlich periklinalchimärenhaft gebaut. Wiese bei Darmstadt an der Roßdörfer Straße.

26. *Sium latifolium* L. Blätter mit weißem Rand, offenbar gebaut wie Periklinalchimären. Dies kann nicht mit Sicherheit behauptet werden, weil die Pflanze nicht mikroskopisch untersucht werden konnte. Gefunden auf einer Exkursion der deutsch. bot. Gesellsch. nach der Vogelschutzwarte des Freiherrn v. Berlepsch. 13. Juni 1930.

27. *Trifolium pratense* L. Auf einer Wiese fünf panaschierte Pflanzen gefunden. 1. Pflanze: Zwei Blätter rein weiß, an einem Blatt die seitlichen Fiederblättchen mit weißem Sektor. An einem anderen Blatt eine Seiten- und eine Endfieder rein weiß, die zweite Seitenfieder mit weißem Sektor, der dem Endblättchen zugekehrt ist. 2. Pflanze: An einem Blatt eine Seitenfieder weiß, an einem anderen Blatt eine Seitenfieder mit hellgrünem Sektor. 3. Pflanze: Rein weiße Sektoren wie bei 1. und 2. fehlen ganz. An einem Blatt besitzen alle drei Blättchen ein unregelmäßig geformtes grünes Binnenfeld mit weißem Rand. Die im weißen Gebiet verlaufenden Blattnerven sind grün. Am Mittelblättchen ist am weißen Rand ein unregelmäßiger grüner Fleck vorhanden. An einem anderen Blatt eine grüne Seitenfieder, die übrigen Blättchen wie eben beschrieben. Zwei weitere Blätter mit je einer Seitenfieder, die ungefähr zur Hälfte weiß ist, wobei im weißen Gebiet die Nerven grün hervortreten. Außerdem sind aller kleinste grüne Pünktchen zu sehen. 4. Pflanze: Besitzt zwei Sprosse, einer davon rein grün, der andere mit Blättern, die alle grünweiß sektoriert bis marmoriert sind. 5. Pflanze: Mehrere Blätter sind gelb und grün, mehr oder minder fein sektoriert. In Nähe des Botanischen Gartens Darmstadt. Juni 1931.

28. *Trifolium repens* L. Gelb und grün sektoriert. Ein Blatt ganz gelb, eins halb grün, halb gelb. Botanischer Garten in Darmstadt. Juni 1932.

29. *Vaccinium vitis idaea* L. Die einzelnen Blätter sind scharf sektorial panaschiert. Trotzdem ist keine Beziehung zwischen der Zeichnung der Blätter und ihrer Stellung am Stämmchen zu erkennen. St. Joachimsthal im Erzgebirge. August 1931.

30. *Viola odorata* L. Panaschüre rein sektorial. Pflanze besitzt einen rein weißen und einen fast ganz grünen Sproß, an dem ein Blatt zur Hälfte weiß, zur Hälfte grün ist. Grenze nicht ganz der Mittelrippe folgend, da die panaschierte Zone an der Spitze ein wenig auf die grüne Seite hinübergreift. Am selben, fast grünen Sproß noch ein Blatt mit weißem Fleck. Dieser befindet sich an der Spreitenbasis und ist durch einen Seitennerv begrenzt. Garten in Darmstadt. Koll. Gärtner Hefner. Juli 1931. 2. Pflanze: Aus einem Wurzelstock kommt ein rein grüner und ein rein weißer Sproß. 3. Pflanze: Alle Blätter

sind grün und weiß gesprenkelt. Das zweite Exemplar wurde in der Nähe eines Gemüsegartens gefunden, das dritte an einem Wiesenrand. Alle drei Fundorte waren untereinander durch große Zwischenräume getrennt. Lieblos bei Gelnhausen. Juli 1931. Koll. Gärtner Hefner. Blätter der Übergangszone zum Teil halb weiß, halb grün, wobei die weißen Hälften dem panaschierten Areal zugekehrt sind. Panaschüre sektorial bis mosaikartig. Ganz weiße Blätter sehr selten; meist an stark weißen Blättern noch um die Mittelrippe herum kleine grüne, unregelmäßig begrenzte Flecke vorhanden. Die Blätter der Achselspresse zeigen die Beschaffenheit ihrer Tragblätter. Böhmerwald, Exkursion des pflanzenphysiolog. Inst. in Prag. Koll. Olga Pringsheim.

Überschauen wir unsere, freilich noch geringen Erfahrungen, so sind immerhin einige Regeln zu erkennen.

Nahezu überall handelt es sich um das, was Küster scharf begrenzte Panaschüre nennt. Die wenigen Abweichungen bleiben an sich zweifelhaft. Sektoriale und pulverulente Panaschüre zeigen sich bei derselben Pflanze und gehen ineinander über. An den sektorial gezeichneten Pflanzen fällt oft auf, daß die Blätter, Sprosse oder selbst ganze Pflanzen harlekinartig gehälfet erscheinen. Überaus häufig findet man eine Übereinstimmung der Grenzen mit Fibrovasalsträngen, am häufigsten mit der Mittelrippe. Die Grenze kann selbst genau in deren Mitte verlaufen, wie bei der von Schwarz gefundenen *Achillea millefolium*. Doch stimmen diese Grenzen fast nie ganz mit dem Verlauf der Fibrovasalstränge überein. An jedem „halbierten“ Blatt findet man Abweichungen, so daß der grüne oder bleiche Bereich über die Grenze hinüberreicht. Dennoch sind bestimmte Beziehungen zum Verlauf der Rippen zu erkennen, sowohl bei Di- wie bei Monokotylen; sie dürfen am besten durch Hemmung von Diffusionszonen oder dergleichen erklärbar sein. Auch die Beziehungen zwischen Blatt und Achselproß, sowie zwischen übereinander stehenden Blättern sind so am ehesten verständlich, besonders im Hinblick auf die zahlreichen Ausnahmen.

Die Unterschiede zwischen sektorialer und periklinaler Natur der Weißbuntheit sind gleichfalls nicht streng. In manchen Fällen herrscht jedoch der Eindruck der Periklinalchimäre vor, was zum Teil schon durch anatomische Untersuchung bestätigt werden konnte. Dies gilt für Exemplare von *Beta*, *Heracleum*, *Peucedanum*, *Pastinaca*, *Sedum*, *Silau*, *Sium* und *Trifolium*. Bei *Beta*, *Heracleum*, *Pastinaca* und *Trifolium* haben wir daneben auch Individuen mit deutlich sektorialer Natur gefunden. Im ganzen erregten acht Pflanzen den Eindruck von

Periklinalchimären mit meist grünem Mittelfeld und blassem Rand. Davon waren fünf Umbelliferen, während eine einzige Art dieser Familie (*Astrantia*) bisher nur sektorial und zwei neben der periklinalen auch in sektorialer Verteilung der Areale gefunden worden sind. Dieses Vorherrschen eines bestimmten Panaschierungstypus bei den Umbelliferen verdient Aufmerksamkeit. Ebenso scheinen gewisse Arten besonders zur Panaschüre zu neigen. Wir konnten das für *Impatiens nolitangere*, *Rumex arifolia*, *Salvia pratensis* und *Trifolium pratense* feststellen.

Im übrigen ist die Panaschüre regellos über die größeren Gruppen der Blütenpflanzen verteilt und kommt bei Gymnospermen ebenso wie bei Angiospermen vor. Auch die Gefäßkryptogamen zeigen Panaschüre, z. B. bei Farnen, Equiseten und Selaginellen, wozu wir leider kein neues Beispiel fügen konnten. Bemerkenswert ist aber das vorläufig gänzliche Fehlen hierher gehöriger Fälle bei Bryophyten. Weder früheren Beobachtern ist es bisher gelungen, etwas Derartiges zu finden, noch uns und anderen Beobachtern, die wir gebeten haben, uns zu helfen, weil wir für entwicklungsphysiologische Fragen gern ein weißbuntes Laub- oder Lebermoos gehabt hätten.

Schriftenverzeichnis.

- Correns, C., Gesammelte Abhandlungen.
 Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl. Jena 1925.
 Meyer, Herbert, Das Chlorose- und Panaschürepränomen bei Chlorellen. I. Teil. Beih. Bot. Ztbl. **49**, 1932.
 Pollan, A. A., Über panaschierte, in Weißrußland gefundene Pflanzen. Sapiski addselu i Gaspadarski **2**, 1929. Ukrainisch mit deutscher Zusammenfassung.
 Pringsheim, E. G., Lageveränderungen an Blättern nach Symmetriestörungen. Flora N. F. **26**, 1931.
 Rischkov, W., Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung buntblättriger Pflanzen in der Natur. (Ohne Erscheinungsort und Jahr.)
 — Über einige neue, buntblättrige Pflanzen. Okremi widbitok sapissok. Charkiowski naukowo doslidschoi katedri Botaniki **1**, 1927.

Erklärung von Tafel III.

Fig. 1. *Heracleum Sphondylium* in einer Wiese in Garmisch. Sämtliche Blätter der Pflanze vom Aussehen einer Periklinalchimäre mit weißem Mantel. Links daneben eins der Blätter der zahlreichen normalen Pflanzen.

Fig. 2. *Petasites albus* auf Kalkgeröll bei Garmisch. Zwei Blätter mit großen weißen Sektoren.

Fig. 3. *Rumex arifolius*. Pflanze mit zahlreichen, zum Teil weißen Blättern in einer zeitweise überschwemmten, im Sommer sehr trockenen Wiese bei Svatý Kříž in der Slowakei.

Fig. 4. *Thymus Serpyllum*. Eine größere Anzahl von Sprossen, welche weißfleckige Blätter tragen, wahrscheinlich einer einzigen Pflanze angehörend. Wegrand bei Garmisch.

Zur Kenntnis der gigas- und hemigigas-Typen bei *Oenothera*.

Von **O. Renner**.

Mit Tafel IV und V.

I. Die tetraploiden Riesentypen.

1. Einführung.

Daß Verdopplung der Chromosomenzahl primär bald im somatischen Gewebe, bald bei der Keimzellenbildung durch Störung der Reduktionsteilung erfolgt, ist hinlänglich bekannt. Im ersten Fall ist sofort der amphidiploide Biotypus erzeugt, der sich dann durch amphihaploide Keimzellen konstant erhalten kann. Im zweiten müssen erst zwei amphihaploide Keimzellen zusammentreten, um den amphidiploiden Biotypus zu erzeugen. Wenn die amphidiploide Form als Knospenmutation an einem sonst diploiden Individuum auftritt, wie *Primula kewensis*, besteht über die somatische Art der Chromosomenverdopplung kein Zweifel. Entsteht dagegen ein einheitlich amphidiploides Individuum aus Samen, so muß entschieden werden, ob die Verdopplung der Genome früh im Soma des betreffenden Individuum, etwa schon in der Zygote, erfolgt ist oder zuerst von der Mutterpflanze amphihaploide Keimzellen gebildet wurden, wie es bei gewissen Artbastarden (*Raphanobrassica*, *Digitalis*) mit einiger Regelmäßigkeit geschieht.

Bei *Oenothera* ist eine tetraploide Form ein einziges Mal als Knospenmutation¹⁾ auf einem sonst diploiden Individuum beobachtet worden, und zwar in der Untergattung *Onagra* in der F_2 des Bastards *O. Berteriana* \times *odorata* (Schwemmle 1928, S. 859). Die sonst bekannten gigas-Sippen sind fast alle nach Selbstbestäubung diploider Sippen aus Samen hervorgegangen: *Oe. Lamarckiana* (mehrfach gefunden), *pratincola* und *stenomeres* (Bartlett 1915), *grandiflora* (de Vries 1918), *biennis* (Stomps 1925). Deswegen haben über ihre Entstehungsweise nur Vermutungen geäußert werden können, die hier nicht wiedergegeben werden sollen (Literatur bei Ernst, S. 397; bei Renner 1929, S. 129).

1) Auf die Möglichkeit solcher Entstehung hat Strasburger schon 1910 (S. 409) hingewiesen.

Über einen klarer liegenden Fall habe ich kurz berichtet (ebenda, S. 130), und seitdem sind einige weitere Beispiele hinzugekommen. Die Entstehungsweise eines *gigas*-Typus ist nämlich dann mit einiger Wahrscheinlichkeit zu erschließen, wenn der Riesentypus in der F_1 einer Kreuzung zwischen zwei komplexheterozygotischen Sippen auftritt, die keinen Komplex gemeinsam haben.

2. Sechs tetraploide *gigas*-Formen von *Oenothera*-Bastarden.

Für die im folgenden beschriebenen neuen Biotypen mag als gemeinsam vorausgenommen werden, daß sie jeweils zunächst in einem einzigen Individuum neben vielen normalen aus Samen aufgetreten sind, daß sie im ganzen vergrößerte Abbilder der diploiden Bastardsippen darstellen, ausgesprochene Riesen sind, mit großen Blättern, dicken Stengeln, dicken Blütenknospen, größtenteils vielrippigen Pollenkörnern¹⁾, dicken samenreichen Früchten, großen sehr gut keimfähigen Samen, daß sie nach Selbstbestäubung ungefähr im selben Maß konstant sind wie *Oe. Lamarckiana-gigas*, d. h. daß die überwiegende Zahl der Individuen der Nachkommenschaften dem Typus der Stammpflanze sehr nahe kommt, während einzelne Nachkommen in jeder Generation, vor allem in der Blattbreite, stark abweichen.

1. *Oenothera albiflexa-gigas* (Fig. 3 und 4 auf Tafel IV). In der Kreuzung *R-biennis-cruciata* × *cruciata* Nutt. (1926, Nr. 145) fand sich neben 44 normalen *albiflexa* = *albicans* · *flectens* (Fig. 1 und 2) ein Riese, den normalen, abgesehen von der auffallenden Größe, sehr ähnlich, weißnervig, marginat, schwach nickend; die dicken Früchte waren sehr auffällig, weil die diploide *albiflexa* dünne samenarme Früchte erzeugt. Die Chromosomenzahl wurde in den P.M.Z. des ersten Individuum zu 28 bestimmt; dieselbe Zahl fand Darlington (1931, S. 408) in den Wurzelspitzen der F_4 (1929, Nr. 18)²⁾. Die Form muß zwei *albicans*- und zwei *flectens*-Komplexe enthalten, denn sowohl rubens von *Oe. biennis* wie pingens von *Oe. cruciata* vererben rote Nervenfarbe und breite Blätter. Besonders pingens prägt den Habitus mit seinen breiten dunkelgrünen rotnervigen Blättern immer sehr stark.

1) Eine Abbildung von Pollenkörnern der *Oe. albiflexa-gigas* bei R., „Art-bastarde“ 1929, S. 129.

2) In der Kreuzung *Oe. Lamarckiana* × *albiflexa-gigas* fand Darlington (1931, S. 409) 22 statt 21 Chromosomen. Ob das überzählige Chromosom aus der Eizelle oder aus dem Pollenkorn stammte — es handelt sich sicher nur um ein einziges untersuchtes Individuum —, ist nicht zu entscheiden. Wenn es bei Darlington heißt (S. 407): „*Oe. Lamarckiana* ($3n + 1$)“, ist das wohl nur ein Druckfehler für $2n + 1$. Aber das zu der Kreuzung verwendete Individuum von *Oe. Lamarckiana* war sicher noch normal diploid, es könnte also höchstens die betreffende Eizelle gerade $n + 1$ Chromosomen besessen haben.

F_2 : 30 Pflanzen meist wie F_1 , eine sehr breitblättrig, einige schmalblättrige Krüppel; 1927, Nr. 113.

F_3 (aus F_2 Nr. 10): 37 wie vorher; 1928, Nr. 2.

F_3 (aus F_2 Nr. 20): 30 wie F_1 , doch einige mit bräunlichem Laub dabei (vgl. darüber unten S. 131); 1928, Nr. 2a.

F_4 (aus F_3 Nr. 2, grünlaubig): 36 *gigas*, auch bräunliche dabei; 1929, Nr. 17. — Nochmals gesät: 54 *gigas*, einige sehr schmalblättrig; 1930, Nr. 50; davon 12 Stück erst 2jährig blühend, als 1931, Nr. 414.

F_4 (aus F_3 Nr. 38, bräunlich): 30 *gigas*; 1929, Nr. 17a.

F_5 (aus F_4 Nr. 1, grünlaubig): 40 *gigas*, einige schmalblättrig, einige etwas gelblich, eine ausgesprochen gelb, stirbt; 1932, Nr. 36.

F_6 (aus F_5 Nr. 1, grünlaubig): 45 *gigas*; 1933, Nr. 44.

albiflexa-gigas $F_2 \times$ *cruciata*: 7 Samen nicht gekeimt; 1928, Nr. 3.
r-muricata \times *albiflexa-gigas* F_2 : 40 *hemigigas* = *rigens* · (*albicans* + *flectens*), sehr gleichförmig, getupft, ähnlich wie üppige *muricata*, doch so gut wie gar nicht nickend, weil fl fl Fl; 1928, Nr. 6.

albiflexa-gigas F_3 Nr. 1 (aus 1928, Nr. 2) \times *Lamarckiana-gigas* (Sippe von de Vries): 11 *gigas*, intermediär; 1929, Nr. 19. Weiteres darüber unten S. 127f.

2. *Oenothera* *M p*-*albipercurva-gigas* (eigentlich *M p* *Perc*-*albiflava*; Fig. 8 auf Taf. V). Ein Riese in der Kreuzung *R*-*biennis* \times *Perc* *Perc*-*flavipercurva* F_2 (1929, Nr. 53), sehr ausgeprägter *gigas*-Typus, breitblättrig, weißnervig, marginat, ungetupft, stark nickend, neben 20 ungetupften marginaten *albicans* · *M p* *Perc*-*flavens* und 40 getupften immarginaten *albicans* · *percurvans*. Muß 2 *albicans* + 2 *M p* *Perc*-*flavens* enthalten, denn von *rubens* fehlt die Rotnervigkeit, von *percurvans* die Stengeltupfung. Chromosomen (in den *P M Z* der F_2) 28.

F_2 : 50 *gigas*, stark nickend, teils wie F_1 , teils mit noch dickeren plumperen, selten mit dünneren Knospen als die Mutter, zwei sehr schmalblättrig, mit tauben Früchten; 1930, Nr. 48.

F_3 aus F_2 Nr. 3, dickknospig: 22 *gigas*; 1932, Nr. 38.

F_3 aus F_2 Nr. 2, dünnknospig: drei große Pflanzen mit ziemlich dünnen Knospen und Früchten, sehen nicht mehr wie typische *gigas* aus; 1931, Nr. 298.

F_4 aus F_3 Nr. 2, dickknospig: 45 *gigas*; 1933, Nr. 45.

3. *Oenothera* *Z*-*albivelutina-gigas* (Fig. 6, 7 auf Taf. V)¹). Ein Riese in der Kreuzung *R*-*biennis* \times *Z*-*Lamarckiana* (diese = gau-

1) Als *Z*-*velans* ist ein aus *velans* und *flectens* gemischter Komplex bezeichnet worden, der im wesentlichen *velutina*-Habitus, doch schärfer gezähnte Blätter vererbt.

dens · Z-velans), im 1. Jahr (1928, Nr. 64) nur an Seitensprossen blühend, im 2. Jahr (1929, Nr. 291) mit starkem blühenden Haupttrieb; neben 52 normalen albicans · Z-velans (Fig. 5, 7) und 15 normalen R-rubens · Z-velans. Die Knospen des Riesen waren sehr dick, die Früchte ebenso, was neben den ziemlich dünnen samenarmen Früchten der diploiden Z-albivelutina sehr auffiel. Das gigas-Individuum mußte zwei albicans und zwei Z-velans besitzen, denn es war weißnervig und hatte keinen Einschlag von rubens und gaudens. Chromosomenzahl etwa 28 (in jungen Blütenknospen der F_4 mit der Methode von Heitz bestimmt).

F_2 : 77 gigas, im ganzen recht einförmig, wie F_1 , Stengel mächtig dick, Blätter groß, breit, scharf gezähnt, Knospen meist mächtig dick, Kelch meist schwach rotstreifig, selten stark rot gefärbt; eine Pflanze mit viel schlankeren Knospen, einige schmalblättrig; 1930, Nr. 49; einige erst im 2. Jahr blühend, als 1931, Nr. 415.

F_3 aus einer rotkelchigen F_2 -Pflanze: 20 gigas, Kelch teils stark rotstreifig, teils fast grün, ein Individuum mit lockerer Infloreszenz; 1931, Nr. 399.

F_3 aus einer typischen 2jährigen F_2 -Pflanze: 40 gigas, darunter eine mit bräunlichen Laub; 1932, Nr. 39.

F_4 aus einer typischen F_3 -Pflanze: 27 gigas; 1933, Nr. 47.

4. *Oenothera flavivelutina-gigas*. Ein Riese in der Kreuzung *Oe. suaveolens* × *PP-Lamarckiana-nanella*, neben 80 normalen Bastarden; 1932, Nr. 314. Daß nur zwei flavens- und zwei velans-Komplexe vorhanden sind, ist aus dem Habitus nicht mit derselben Bestimmtheit zu entscheiden wie bei den drei vorausgehenden Formen die entsprechende Konstitution, aber es spricht auch nichts dafür, daß albicans und gaudens in den Bastard eingegangen sind. Chromosomenzahl etwa 28 (in jungen Blütenknospen der F_2 nach Heitz bestimmt).

F_2 : 110 gigas, einige schmalblättrig; 1933, Nr. 48. — Die bei der diploiden Sippe so auffallende Spaltung nach P-p dürfte auch bei der gigas zum Ausdruck kommen¹⁾.

5. *Oenothera rubipicta-gigas*. Ein Riese neben 120 normalen pingens · rubens und zwei metaklinen, sonst normalen flectens · rubens in der Kreuzung *cruciata* Nutt. × *R-biennis*; 1931, Nr. 353. Der Riese blühte mit einigen diploiden Individuen erst im 2. Jahr, als 1932, Nr. 296. Er glich, von der Größe abgesehen, der normalen *rubipicta* so sehr wie wenige gigas-Formen dem zugehörigen diploiden Typus und hatte

1) Anm. bei der Korrektur. Unter den bis Ende Juli geschossenen Stengeln war noch kein ungetupfter; sicher ist weitaus die Mehrzahl getupft, die Gleichförmigkeit ist sehr auffallend, sogar in der Hochblüte, Mitte August.

keine Spur von einem albicans- oder flectens-Einschlag, bestand also aus zwei pingens- und zwei rubens-Komplexen. Auffallenderweise setzte er mit eigenem Pollen auf zwei gebeutelten Zweigen keine Früchte an; auch nach spontaner Bestäubung waren die Früchte nicht besonders dick. Die Chromosomenzahl wurde aber in den P.M.Z. zu 28 bestimmt. Stecklinge zu machen wurde leider versäumt, und so ist die Sippe verloren.

6. *Oenothera albivelutina-gigas*. Ein Riese ging aus einer in mehreren Generationen kultivierten großblütigen, ursprünglich aus *Oe. R-biennis* \times *Lamarckiana-nanella* gewonnenen albivelutina nach Selbstbestäubung hervor, neben 15 normalen Individuen; 1931, Nr. 129. Das gigas-Individuum hatte dicke Knospen und riesige Blüten: die Kronblätter waren 52 mm lang, 78 mm breit gegen 49:63 mm bei den normalen. Chromosomenzahl etwa 28 (in jungen Knospen der F_3 nach Heitz bestimmt).

F_2 : 14 gigas, meist mit dicken breiten, einige mit schmäleren Blättern; 1932, Nr. 97.

F_3 : 42 Pflanzen, teilweise ausgeprägte gigas, teilweise schwächer als die diploiden, einige nanella, die Blattbreite so variabel wie bei keiner anderen gigas-Sippe; 1933, Nr. 46.

3. Kreuzung tetraploider Riesensippen.

Über *Oe. biennis-gigas* \times *Lamarckiana-gigas*, nur F_1 , vergleiche Hoepfener u. R. (1929, S. 48) und Stomps (1925, S. 245, auch reziprok).

Oe. albiflexa-gigas \times *Lamarckiana-gigas*. Die Pflanzen der F_1 sind auch hier intermediär, getupft, aufrecht, haben zuerst grünen, erst Ende September leicht rotstreifigen Kelch; 1 P von velans dominiert also über 3 p (vgl. dazu Hoepfener u. R. l. c.), in der Kelchstreifung nur noch schwach, aber 3 fl dominieren über 1 Fl von flectens. Daß Fl sogar über 2 fl schon nicht mehr dominiert (vgl. oben die Kreuzung *Oe. muricata* \times *albiflexa-gigas*), ist deshalb nicht verwunderlich, weil die Dominanz von Fl sogar in diploiden Bastarden manchmal schwach ist.

F_2 : Sämlinge mit sehr verschieden breiten Blättern, teilweise sehr schwach. Blühend 50 Pflanzen, davon nicht zwei einander gleich, meist kräftig, ausgeprägte gigas-Typen, einige schmalblättrige Zwerge, einige von sehr seltsamem Habitus; Blätter verschieden breit, nur teilweise marginat, Blüten verschieden groß, meist klein, Stengel nur teilweise getupft, Kelche teils grün, teils leicht rotstreifig, teils ganz rot; alles in allem unübersichtbare Aufspaltung; 1930, Nr. 51, davon einige erst im nächsten Jahr als 1931, Nr. 413 blühend, aus einem 1jährigen F_1 -Individuum, und 1931, Nr. 307, aus einer 2jährigen F_1 -Pflanze.

4. Diskussion der Züchtungsergebnisse.

Die aufgeführten tetraploiden konstanten Bastardsippen können mit demselben Recht als neue synthetische Arten bezeichnet werden, wie das für ähnliche Bastarde geschehen ist.

Was ihre Entstehung anlangt, so ist diese bei der letzten Form, der albivelutina, ebenso unsicher wie bei den länger bekannten gigas-Typen, weil der Ursprung hier auf Selbstbefruchtung zurückgeht. In den fünf anderen Fällen dagegen ist nicht daran zu zweifeln, daß zunächst normale Befruchtung haploider Keimzellen erfolgte und dann, vielleicht gleich in der Zygote, die Chromosomenzahl verdoppelt wurde¹⁾, wie das für die Entstehung der *Oe. Lamarckiana-gigas* zuerst Gates (1909, S. 546) und dann auch Strasburger (1910, S. 410) angenommen haben. Die Annahme, es könnten jeweils zwei nichtreduzierte Keimzellen zusammengetroffen sein, ist bei unseren Bastardriesen Nr. 1—5 nicht möglich. Denn daß sie nur zwei verschiedene Komplexe enthalten und nicht vier, beweist einerseits die phänotypische Analyse, andererseits, was noch wichtiger ist, die annähernde Konstanz bei Selbstbefruchtung. Wie stark ein aus vier verschiedenen Komplexen zusammengesetzter Riesenbastard spaltet, zeigt ja die F_2 der Kreuzung *Oe. albiflexa-gigas* \times *Lamarckiana-gigas*. — Zwei ähnliche tetraploide Bastardsippen dürfte de Vries (1918; *Opera collata* 7, S. 222) in den Händen gehabt haben in zwei Kreuzungen *Oe. grandiflora* \times *Lamarckiana*. Der eine von zwei Riesen war als ovata-Typus zu erkennen, d. h. als *acuens-velans* (vgl. R. 1921, S. 176 und Gerhard, S. 295), der andere als *lutea*, d. h. als *acuens-gaudens*; vermutlich waren jeweils die beiden Komplexe verdoppelt, weil die Typenbestimmung, wie es scheint, eindeutig war²⁾.

Stomps (1925, S. 236) meint, an der Entstehung der gigas-Typen seien nicht etwa nichtreduzierte Keimzellen beteiligt, sondern Zellen mit nach der Reduktion verdoppelter Chromosomenzahl³⁾. Für

1) Für *Oe. albiflexa-gigas*, die damals allein vorlag, habe ich das schon früher (1929, S. 130) ausgesprochen.

2) Wenn Lehmann (S. 441) schreibt: „Das Hervorgehen der *grandiflora gigas* wird sowohl aus reiner *grandiflora* als aus den Kreuzungen *grandiflora* \times *Lamarckiana* beschrieben“, so trägt de Vries dafür nicht die Verantwortung.

3) Wenn Stomps sich dabei auf Blakeslee (mit Mitarbeitern, 1923, S. 338) beruft, so ist das nicht ganz gerechtfertigt. Blakeslee hebt nur hervor, daß seine tetraploiden Daturabastarde nicht durch apogame Entwicklung tetraploider Eizellen und nicht durch Vereinigung nichtreduzierter Keimzellen entstanden sein können; zwischen den beiden offen bleibenden Möglichkeiten, Verdopplung der Genome in der Zygote und Verdopplung in der reduzierten Keimzelle, entscheidet er sich nicht

jemand, der die Komplexheterozygotie der *Oenotheren* ignoriert, hat diese Annahme keine Schwierigkeit, und sie würde die Konstitution unserer neuen gigas-Bastarde auch erklären. Aber, um nur einen Gesichtspunkt hervorzuheben: einer solchen Deutung widerspricht durchaus die Erfahrung, daß diploide Embryosäcke sich immer als nicht-reduziert erwiesen haben, d. h. beide Komplexe des diploiden Typus in sich trugen; über eine Einschränkung der Bezeichnung „nichtreduziert“ vgl. unten S. 139.

Daß der hier experimentell gesicherte Modus des Tetraploid-werdens der am häufigsten vorkommende ist, ist in der letzten Zeit auch sonst recht wahrscheinlich geworden¹⁾. Wenn in einem einzelligen Embryo nach der ersten Kernteilung die Querwandbildung unterbleibt, wie gerade bei *Oenothera* mehrfach beobachtet ist (vgl. R. 1914, S. 122), so ist die Möglichkeit der Kernverschmelzung gegeben.

5. Abspaltung rezessiver „Mutanten“ aus gigas-Sippen.

Von *Oenothera Lamarckiana-gigas* ist bekannt, daß sie mitunter gigas-nanella abspaltet (z. B. de Vries 1913, S. 315), meist in geringer Häufigkeit, doch gelegentlich auch zu fast 25% (de Vries 1915), und von *Oe. biennis-gigas* berichtet Stomps (1928, S. 1411), daß er einmal unter 459 Nachkommen über ein Viertel, nämlich 120 nanella-Pflanzen erhalten hat. *Oe. Lamarckiana* wie *Oe. biennis* erhalten gewöhnlich den rezessiven Zwergfaktor *n* als Bestandteil von *gaudens* bzw. von *rubens*, verdeckt durch *N* von *velans* bzw. von *albicans*, und wie in den diploiden, so kann augenscheinlich auch in den tetraploiden Sippen der Zwergfaktor auf *velans* bzw. auf *albicans* übergehen. Hat dann ein *Lamarckiana*-Individuum einmal die Konstitution *N-velans · n-velans · n-gaudens · n-gaudens* erworben, so wird es bei Selbstbestäubung ein Viertel Zwerge erzeugen, aber schon vorher können aus der Normalsippe einige Zwerge hervorgehen, wenn zwei abgeänderte Keimzellen von der Zusammensetzung (*n-velans* + *n-gaudens*) zusammentreffen. Ungefähr konnte man das schon früher aus den beob-

ausdrücklich (S. 339), doch scheint er der ersten den Vorzug zu geben (S. 338), weil nie triploide Individuen spontan aus diploiden entsprungen sind (auch Blakeslee und Belling, 1924, S. 198), und der Schluß ist wohl zwingend.

1) Winge (1932, S. 120) zählt 8 Fälle von somatischer Chromosomenverdoppelung auf, *Primula kewensis* mit einbegriffen, 5 Fälle mit wahrscheinlicher Entstehung der Tetraploidie aus diploiden Keimzellen, 11 mit unklarer Entstehung. — Poole (1933) weist darauf hin, daß in Winges Liste 3 *Crepis*-Bastarde fehlen; aber zwei davon waren steril, der dritte nicht konstant, und Winge spricht nur von konstanten Artbastarden, wobei „Konstanz“ freilich *cum grano salis* zu nehmen ist.

achteten Tatsachen entnehmen (R. 1917, S. 267). Jetzt ist aber mit hinreichender Sicherheit zu sagen, daß die „Mutation“ in *nanella* auch bei dem *gigas*-Typus von *Oe. Lamarckiana*, um bei dieser Art zu bleiben, auf crossing over beruht und nicht auf einem Austausch des ganzen n bzw. N enthaltenden Chromosoms zwischen *gaudens* und *velans*. Im N-Chromosom von *velans* ist ja auch der Tüpfelfaktor P lokalisiert, bei Auswechslung des ganzen Chromosoms müßten die Zwerge also ungetupft sein, was sie nach meinen Erfahrungen nie sind.

Ein Ersatz des Chromosoms von *velans*, das die Faktoren P und N enthält, durch ein *gaudens*-Chromosom ist wenigstens in den diploiden Sippen nach der von Belling inaugurierten Theorie des segmental interchange ohne Störung nicht möglich. Das einzige Chromosom, das *velans* und *gaudens* gemeinsam haben, ist das Chromosom 1.2, in dem der Rotnervfaktor R bzw. sein Allel r untergebracht ist (Cleland u. Blakeslee 1931, S. 220 f.; Emerson u. Sturtevant 1931, S. 410), die übrigen sechs Chromosomen von *velans* haben in *gaudens* keine vollkommenen Homologa. Bei der gleich zu erwähnenden Unregelmäßigkeit der Reduktionsteilung der *gigas*-Sippen wird es allerdings nicht selten vorkommen, daß in einem *velans*-Komplex etwa das Chromosom 3.4, in dem P und N liegen, durch ein — nicht homologes — Chromosom von *gaudens* ersetzt wird, aber vielleicht führt das auch in den diploiden Keimzellen zu Störungen, falls nicht in dem *gaudens*-Anteil derselben Keimzelle der reziproke Austausch sich vollzogen hat: es mag sein, daß im allgemeinen nur solche Keimzellen der *Oe. Lamarckiana-gigas* tauglich sind, die alle 13 Chromosomen-sorten von *gaudens* und *velans* — darunter das Chromosom 1.2 doppelt — besitzen. Vom Pollen der *gigas*-Sippen ist ja bekannt, daß er taube Körner in großer Zahl enthält; das gilt auch für die neu beschriebenen Riesenbastarde (vgl. das Bild von *Oe. albiflexa-gigas* bei Renner 1929, S. 129). Ob freilich die vom Typus abweichenden, besonders in der Blattbreite sich unterscheidenden Nachkommen der *Oe. Lamarckiana-gigas* alle teils durch crossing-over-Vorgänge, teils durch Störungen der Chromosomenzahl zu erklären sind, ist fraglich; es könnte ja sein, daß einzelne *velans*-Chromosomen in den diploiden Keimzellen durch gewisse *gaudens*-Elemente vertreten werden können und andere nicht. Bemerkenswert ist auch, daß die Abweicher ganz sterilen Pollen zu haben pflegen. — Über Zwerge aus *Nn-albivelutina-gigas* s. S. 127.

Während mein von Herrn H. de Vries erhaltener Stamm von *Oe. Lamarckiana-gigas* in den ersten Jahren reichlich Zwerge abspaltete (ein Bild bei Hoeppener u. R. 1920, Taf. II, Fig. 12), sind solche

seit Jahren ganz ausgeblieben. Als Korrelat zu *n*-velans muß ja *N*-gaudens entstehen, und vermutlich enthält die Sippe, wie ich sie jetzt kultiviere, den Zwergfaktor nicht mehr.

Etwas Entsprechendes habe ich bei *Oe. albiflexa-gigas* beobachtet: das Auftreten von Individuen mit bräunlicher Behaarung statt der gewöhnlichen farblosen. Die Erscheinung wäre unverständlich, wenn nicht aus der Analyse der diploiden *Oe. (biennis × cruciata) albiflexa* bekannt wäre, daß *albicans* einen rezessiven Faktor (*pil* genannt, für *pilosus*) enthält, der bei homozygotischem Vorhandensein diese bräunliche Behaarung hervorruft. Hier liegt in der *gigas*-Sippe wohl die Auswechslung des ganzen *pil*-Chromosoms vor, weil dieses in *flectens* ein Homologon hat. In den späteren Generationen ist die Abspaltung des rezessiven Typus wieder unterblieben; vielleicht ist in der jetzt vorhandenen Linie das *pil*-Chromosom schon ganz eliminiert. — Da auch *Z-albivelutina* nach *pil* spaltet, ist es nicht verwunderlich, daß in der *F*₃ der *gigas*-Form ebenfalls ein bräunliches Individuum auftrat.

6. Die Reduktionsteilung der tetraploiden *gigas*-Sippen.

Die Meiose der Riesenformen von *Oe. biennis*, *albiflexa*, *rubicincta* zeigt dieselben Züge, die von *Oe. Lamarckiana-gigas* bekannt sind: es findet keineswegs regelmäßige Paarung der identischen Chromosomen statt, wie sie sonst von amphidiploiden Bastarden beschrieben ist¹⁾, sondern die für die meisten *Oenotheren* charakteristische Kettenbildung in der Diakinese bleibt in einem gewissen Maße gewahrt. Die beiden 3.4-Chromosomen z. B. der beiden *velans*-Komplexe in der *Oe. Lamarckiana-gigas* haben Affinität nicht bloß zueinander, sondern auch zu zwei Chromosomen des ebenfalls doppelt vorhandenen *gaudens*-Komplexes, und der Zufall wird darüber entscheiden, welche Bindung zuerst erfolgt und dann beibehalten wird. Seien die betreffenden *gaudens*-Chromosomen willkürlich als 3.14 und 7.4 gesetzt, so werden sich gelegentlich die Paare $\begin{smallmatrix} 3.4 \\ 3.4 \end{smallmatrix} >$ oder $\begin{smallmatrix} 3.14 \\ 3.14 \end{smallmatrix} >$ oder $\begin{smallmatrix} 7.4 \\ 7.4 \end{smallmatrix} >$ bilden, selten alle drei Paare gleichzeitig, häufiger Gruppen wie

1) Daß die Regelmäßigkeit der Paarung und damit die Konstanz bei Amphidiploiden recht mangelhaft sein kann, betont am stärksten Poole (1932, S. 250; 1933). — Wenn schon Chromosomen der beiden gekreuzten Arten zur Paarung neigen, können Quadrivalente statt Bivalenten entstehen oder andere Unregelmäßigkeiten vorkommen; das entspricht ganz der Kettenbildung bei den *gigas*-*Oenotheren*. — Ob Allosyndese bei einem amphidiploiden Artbastard sogar bevorzugt sein kann, wie Lindstrom und Humphrey für *Lycopersium esculentum* × *L. pimpinellifolium* angeben, ist wohl noch sehr genau zu prüfen.

14.3 — 3.4 — 4.7, an die sich weiterhin die velans-Elemente 13.14 und 7.6 angliedern können.

Die Wahrscheinlichkeit, daß das 3-Ende eines 3.4-Chromosoms von velans mit demselben Ende des identischen velans-Chromosoms zusammentrifft — worauf dann die völlige Paarung eintreten dürfte —, ist wohl nur halb so groß wie die Wahrscheinlichkeit, daß es das 3-Ende eines der beiden 3.14-Chromosomen von gaudens trifft; Entsprechendes gilt für das 4-Ende, und Entsprechendes gilt für alle anderen velans- wie gaudens-Chromosomen, ausgenommen die 1.2-Chromosomen, die in der tetraploiden Sippe viermal vorhanden sind und sich nur an ihresgleichen zu Bi- bis Quadivalenten binden können. Es werden also ähnliche Ketten wie bei der diploiden Sippe oft zustande kommen, aber Ringpaare werden, auch außer den 1.2-Paaren, nicht ganz fehlen. Meine eigenen Erfahrungen über *Oe. Lamarckiana-gigas* sind gering, ich möchte aber doch vermuten, daß Håkansson (1926, S. 277 ff.) die Häufigkeit des Vorkommens einer 24-gliedrigen Kette etwas überschätzt hat.

Bei *Oe. biennis* ist die Konfiguration der diploiden Sippen bekanntlich $6+8$, und trotzdem ist bei der *gigas*-Form sehr häufig ein freies Ringpaar zu finden. Die Analyse eines ganzen Kerns ist nie gelungen, weder in der Diakinese noch in der Metaphase, aber bis zu drei freie Ringpaare — zu denen noch offene Paare kommen können — habe ich mit Sicherheit beobachtet.

Welche Konfigurationen bei polyploiden *Oenotheren* zu erwarten sind, hat zuerst Darlington (Nature 1930) angedeutet, und Catcheside (1931) hat diese Erwartungen dann für eine triploide Sippe der *Oe. pycnocarpa* — die im diploiden Zustand einen 14-gliedrigen Ring bildet — ausführlich bestätigt. In seinem Cytologie-Buch (1932, S. 150) begnügt sich Darlington mit der Bemerkung, die tetraploiden Formen hätten die Konfigurationen, die nach dem Verhalten der diploiden zu erwarten seien. Das ist unter Hinweis auf den Befund bei *Oe. biennis-gigas* in dem Sinn zu kommentieren, daß bei Tetraploiden Paarbildung möglich ist und vorkommt, die bei den zugehörigen diploiden Sippen kein Analogon hat.

II. Die triploiden Halbriesentypen.

1. Einführung.

Das Auftreten triploider Individuen bei *Oenothera* ist von Anfang an auf das Zusammentreffen einer haploiden mit einer diploiden Keimzelle zurückgeführt worden (Stomps 1912, S. 414 für *Oe. Lamarckiana-semigigas*); daneben hat man auch an die Möglichkeit dispermer

Befruchtung gedacht. Daß nach normaler Zygotenbildung aus zwei haploiden Keimzellen das eine Genom allein verdoppelt wird, ist ja von vornherein nicht zu erwarten, und Vorkommnisse wie die von Bremer für *Saccharum* (vgl. unten) und von Tahara und Shimotomai für *Chrysanthemum* (vgl. R. 1929, S. 10) beschriebenen werden auf alle Fälle Ausnahmen bleiben.

Angenommen, es handle sich um die Zusammenfügung einer haploiden und einer diploiden Keimzelle, so fragt es sich in jedem Fall, ob das Ei oder der Spermakern diploid gewesen ist. Wieder ist die Frage nur zu entscheiden bei gewissen Kreuzungen, nicht bei Selbstbefruchtung. Halbriesen der zweiten Entstehungsweise sind deshalb in die folgende Aufzählung nicht aufgenommen; ebenso wenig aus solchen Kreuzungen, in denen die verbundenen Sippen einen Komplex gemeinsam hatten. — Der Effekt dispermer Befruchtung wäre nach Selbstbestäubung weder bei isogamen noch bei heterogamen Sippen von der Wirkung diploider Keimzellen zu unterscheiden. Die Verbindung $a \cdot 2b$ wird ebenso aussehen wie $(a + b) \cdot b$ oder wie $b \cdot (a + b)$. Wieder wäre die Erkennung nur bei Kreuzung möglich.

2. Sieben triploide hemigigas-Formen von *Oenothera*-Bastarden.

Wie bekannt, ähneln die hemigigas-Typen von *Oenothera* gewöhnlich im Habitus mehr den gigas- als den normalen Sippen. Die Früchte können bei spontaner Bestäubung dick und groß sein fast wie bei gigas, oder sogar schwächtiger als die der normalen. Da der teils drei- teils vierlappige Pollen größtenteils schlecht ist, lassen sich durch Selbstbestäubung oft gar keine ausgebildeten Samen erzielen, aber auch nach spontaner Bestäubung ist die Keimfähigkeit der Samen immer sehr gering, beträgt höchstens wenige Prozent.

1. *Oe. albiflaviflexa* aus *Oe. suaveolens* \times *cruciata*; 1925, Nr. 131. Neben 14 hellgrünen albiflexa und 9 weißen flaviflexa ein Halbriese, der die Mitte zwischen der albiflexa und der metaklinen grünen flaviflexa hielt, in der Laubfarbe, in der Blattbreite, im Spreizen der Kelchzipfel, in der Behaarung des Kelchs. Chromosomenzahl nicht bestimmt. Es wird ein Ei von der Konstitution (albicans + flavens) von einem flectens-Pollenkern befruchtet worden sein. Denn ein diploides (pingens + flectens)-Pollenkorn müßte sowohl mit albicans wie mit flavens einen ganz anders gearteten, vor allem rotnervigen Typus ergeben. Auch die freilich sehr spärliche Nachkommenschaft spricht sicher dafür, daß albicans, und nicht dagegen, daß auch flavens in dem Bastard vorhanden waren. Vgl. dazu den Nachtrag S. 144.

Oe. albiflaviflexa selbstbestäubt: von 18 Samen 3 gekeimt, eine *gigas*-artige *flexa* blühend; 1927, Nr. 243.

Oe. a. × *biennis*: von 60 Samen 3 gekeimt, Sämlinge eingegangen; 1927, 244.

Oe. a. × *cruciata*: von 60 Samen 8 gekeimt, Sämlinge eingegangen; 1927, Nr. 245.

Oe. a. × *suaveolens*: 25 Samen nicht gekeimt, 12 gekeimt, 7 Sämlinge ausgepflanzt; 3 werden wie starke *suaveolens*, davon 2 aufrecht, 1 nickend; 1 wie schwache feinhaarige *suaveolens*; 2 hellgrün, mit kahlen glänzenden Blättern; 1 schmalblättrig, marginat, während die anderen immarginat sind; 1927, Nr. 246.

2. *Oe. albi-Hookeri-curva* aus *Oe. (biennis* × *Hookeri) albata* × *r-muricata*; 1927, Nr. 283. Eine Pflanze, größer als die *Hookeri-curva* (33 Individuen), getupft, nickend, mit *albata*-Einschlag. Chromosomenzahl (in den PMZ. bestimmt) 21. Muß aus einer (*albicans* + ^h*Hookeri*)-Eizelle hervorgegangen sein¹⁾. Denn die Verbindung ^h*Hookeri* · (*rigens* + *curvans*) bleibt außer Betracht, weil sie stärker gefärbt sein müßte; 2 ^h*Hookeri* · *curvans*, woran etwa Stomps (vgl. oben S. 128) denken könnte, scheidet aus demselben Grunde aus; und *albicans* · (*rigens* + *curvans*) könnte zwar ähnlich aussehen, ist aber ganz unwahrscheinlich, weil unter den 33 diploiden *curvae* keine einzige *albicurva* war, wie ja immer *albicans*-Eizellen hier sehr selten sind.

Der Versuch, die gametische Konstitution experimentell zu analysieren, scheiterte wieder an der sehr geringen Fruchtbarkeit. Mit dem eigenen Pollen entstanden keine, mit dem Pollen anderer Sippen sehr wenige keimfähige Samen.

Oe. a.-H.-curva spontan bestäubt: von 100 Samen 3 gekeimt, Sämlinge eingegangen; 1928, Nr. 9. — Zweijährige Pflanze aus einem Steckling des ursprünglichen Halbriesen, sehr kräftig, reich verzweigt, aber dünnfrüchtig, spontan bestäubt: 13 Samen gekeimt, Sämlinge meist Krüppel; ausgepflanzt 8 Stück; eine ähnlich *Hookeri-curva*, schmalblättrig, reichlich feingetupft; eine *gigas*-artige *curva*, niedrig, breitblättrig, marginat, sehr schwach getupft; 4 andere Typen, nicht oder sehr spät blühend; 1930, Nr. 275.

Oe. a.-H.-curva × *R-biennis*: von 100 Samen 10 gekeimt, 4 Stück ausgepflanzt, sehr verschieden im Habitus, alle getupft; 1928, Nr. 10.

Oe. a.-H.-curva × *Hookeri*: von 90 Samen 3 gekeimt, Sämlinge schmalblättrig, schwach, nicht ausgepflanzt; 1928, Nr. 11.

Oe. a.-H.-curva × *suaveolens*: von 70 Samen 1 gekeimt; Pflanze breitblättrig, niedrig, unverzweigt; 1928, Nr. 12.

3. *Oe. rubi-Z-amphivelutina* aus *Oe. Z-amphivelutina*²⁾ × *r-biennis*; 1928, Nr. 59. Ein Riese neben 47 normalen *rubivelutina*,

1) Das habe ich bei der ersten Erwähnung (1929, S. 130; dort auch ein Bild des Pollens, S. 129) schon vertreten.

2) *Z-amphivelutina* ist der Typus genannt, der neben einem gewöhnlichen *velans* den oben (S. 126) erwähnten Mischkomplex *Z-velans* enthält; die Eizellen sind fast immer *velans*.

blüht erst im 2. Jahr als 1929, Nr. 289. Knospen und Früchte so dick wie bei einer gigas. Für die hemigigas-Natur sprach zunächst nur die sehr starke Färbung der Kelche, wie sie bei der Konstitution Ppp, nicht aber bei Pppp zu erwarten war. Die Chromosomenzahl wurde dann auch (in den PMZ.) zu 21 bestimmt. Auch die Keimfähigkeit der Samen war sehr gering. Die Pflanze muß also als (velans + Z-velans) · rubens entstanden sein. — Spontan bestäubt: sieben Samen gekeimt, alle Sämlinge bleiben als Krüppel im Topf; 1930, Nr. 274.

4. Oe. Perc Perc-rubiflavipercurva aus Oe. flavipercurva F₂ Perc Perc × R-biennis; 1929, Nr. 52. Ein Riese neben 50 normalen M p Perc-flavens · rubens, von diesen durch auffallende Größe, Stengeltupfung neben der Margination, sehr starkes Nicken unterschieden, enthielt also von der Mutter M p Perc-flavens und m P-percurvans; von rubens setzt sich im Habitus vor allem die rote Nervenfarbe durch. Ein (albicans + rubens)-Pollenkorn kommt nicht in Betracht. Chromosomenzahl (in den PMZ.) 21.

5. Oe. Fl-flavirubivelutina aus Fl-flavivelutina¹⁾ × R-biennis; 1929, Nr. 165. Ein Riese neben 15 p Fl-rubivelutina und 35 P fl-nanella (teils rubivelutina, teils P-rubiflava), mächtig groß — N dominiert also wieder über 2 n —, deutlich nickend im Gegensatz zu den normalen (noch dazu zwergigen) P-Typen, stark getupft im Gegensatz zu den normalen Fl-Typen. Chromosomenzahl (in den PMZ.) 21. Hat also die Konstitution (Fl-flavens + P-velans) · R-rubens. Die Früchte gut entwickelt, aber das Keimprozent der Samen nach spontaner Bestäubung gering. 24 Samen gekeimt, 10 Pflanzen im Beet, sehr verschieden, teilweise ausgesprochen gigas-artig; 1930, Nr. 279.

6. Oe. M-albirubilaeta aus Oe. R-biennis × MP-Lamarckiana²⁾. Neben 60 r-albicans · velans, 14 r-albicans · M-gaudens, 11 R-rubens · velans (in 1930, Nr. 121), ein Riese, erst 2jährig blühend (als 1931, Nr. 410), größer als die normalen M-albilaeta und dazu rotnervig, sonst ihnen recht ähnlich; velans kann nicht beteiligt sein, weil die Stengeltupfung fehlt. Setzt mit dem eigenen Pollen keine Früchte an. Chromosomenzahl nicht bestimmt. Wird (albicans + rubens) · M-gaudens gewesen sein. — N von albicans dominiert wieder über 2 n, Let über 2 let.

7. Oe. albiflexilaeta aus Oe. Lamarckiana × Lor-albiflexa³⁾; 1930, Nr. 102. Neben 60 normalen Individuen, teils flexivelutina, teils

1) Fl-flavens hat sein Fl (nickender Gipfel) von flectens aus der flaviflexa.

2) Die Entstehung dieser Form, velans · M-gaudens, wird an anderem Orte mitgeteilt.

3) Lor-flectens ist aus flavens · flectens gewonnen und vererbt breitere Blätter als flectens.

flexilaeta, fanden sich zwei gleiche Pflanzen, flexilaeta-ähnlich, sehr groß, mit sehr großen breiten Blättern, nicht getupft, schwächer nickend als die normalen. Chromosomenzahl in dem einen Individuum (in Nucelluszellen junger Samenanlagen) zu etwa 20 gefunden, also wohl 21. Nach dem Fehlen der Stengeltupfung kann velans nicht beteiligt sein; die Konstitution ist wohl gaudens · (albicans + Lor-flectens). Hier wäre also einmal diploider Pollen aktiv geworden, und das wird noch wahrscheinlicher gemacht durch den Umstand, daß derselbe Typus in zwei Individuen aufgetreten ist; wie unten zu erwähnen ist, hat man gelegentlich tetraploide Pollenmutterzellen in größerer Zahl nebeneinander gefunden. Disperme Befruchtung ist ganz unwahrscheinlich, und sie sollte zudem einen stärker nickenden Typus liefern. — Nach Selbstbestäubung wenige Samen gewonnen; eine F_2 -Pflanze wurde als gigas-artige Rosette erzogen.

3. Die Entstehung der hemigigas- und der gigas-Typen.

Nach den Züchtungsergebnissen ist zu sagen, daß die triploiden Formen gewöhnlich aus diploidem Ei und haploidem Pollenkern hervorgehen (sechs klare Fälle), selten aus haploidem Ei und diploidem Pollenkern (ein Fall mit zwei Individuen), am seltensten oder gar nicht aus dispermer Befruchtung (kein Fall beobachtet)¹⁾.

Dieselben Erfahrungen sind von anderen Autoren gemacht worden. De Vries (1913, S. 329f.) berichtet, daß seine triploiden „Hero“-Bastarde aus diploiden Lamarckiana-Müttern und verschiedenen anderen Arten (*Oe. cruciata*, *muricata*, *Millersii*) als Vätern durchaus den entsprechenden Bastarden der *Oe. Lamarckiana-gigas* glichen. Also werden sie aus diploiden Eizellen entstanden sein; eine eingehende Analyse der Charaktere, die darüber Sicherheit geben könnte, fehlt freilich. Stomps (1928, S. 1412) fand eine tetraploide *Oe. biennis-gigas* in der Kreuzung *Oe. biennis-cruciata* × *biennis-gigas*; der Riese muß aus einer diploiden Eizelle der normalen *Oe. biennis-cruciata* entsprungen sein. Shull (1929, S. 272) hat in einer Kreuzung *Oe. Lamarckiana-rubricalyx* × *Lamarckiana-brevistylis-vetaurea* ($R^h r^h Br br V v \times r^h r^h br br v v$; der Faktor R^h gehört in die Reihe der von anderen Autoren mit P bezeichneten multiplen Allele) unter 114 (grünen) Pflanzen nicht weniger als 19 triploide angetroffen, von denen die 15 blühenden alle drei dominanten Charaktere der Mutter zur Schau trugen, wohl aus diploiden Eiern hervorgegangen waren.

1) Gates meint noch 1929 (S. 23), daß Triploide gewöhnlich durch disperme Befruchtung entstehen, viel weniger oft aus diploidem Ei und haploidem Pollenkorn, sehr selten oder nie aus haploidem Ei und diploidem Pollenkorn. Nach 20jähriger Beschäftigung mit *Oenothera* sieht er also noch keinen Weg zu einer experimentellen Entscheidung.

Shull spricht sich dahin aus, daß auch sonst bei *Oenothera* im allgemeinen unreduzierte Embryosäcke an der Entstehung der Triploiden beteiligt sein dürften. De Vries und Stomps dagegen sind der Meinung, diploide Spermakerne seien ebensooft aktiv wie diploide Eier. Die einzige Erfahrung, die in diese Richtung weist, ist von Stomps mitgeteilt (1916, S. 142; wieder erwähnt 1925, S. 237): in einer Kreuzung *Oe. Lamarckiana-gigas* × *cruciata* traten außer 21 chromosomigen Bastarden auch 28 chromosomige Individuen auf, woraus auf das Aktivwerden 14-chromosomiger Pollenkörner geschlossen werden kann. Aber ohne genaue Kenntnis der Charaktere dieser gigas-Pflanzen ist ihre Entstehungsweise unsicher; man müßte wissen, ob sie pingens-Merkmale besessen haben. Wenn nicht, könnte disperme Befruchtung vorgelegen haben, wie sie von Ishikawa cytologisch ermittelt worden ist (1918, S. 296). — Vgl. dazu den Nachtrag S. 144.

Auf Grund ihrer Überzeugung von der Rolle diploider Pollenkörner berechnen Stomps (1912, S. 415) und de Vries (1913, S. 329) die wahrscheinliche Häufigkeit des Auftretens der gigas-Mutation bei *Oe. Lamarckiana* aus der beobachteten Häufigkeit der hemigigas zu

$$\frac{0,3}{100} \cdot \frac{0,3}{100} = \frac{0,09}{10000} = 0,0009\% \text{ oder } 9 \text{ auf } 1 \text{ Million.}$$

Später schließt Stomps aus seiner Auffindung diploider Pollenkörner auch bei *Oe. cruciata* — bei *Oe. Lamarckiana* waren sie nach Analogie mit dem Verhalten der weiblichen Seite postuliert, ohne empirischen Beleg — auf eine geringere Häufigkeit der diploiden Keimzellen — zunächst der Eizellen, daraus wieder auch der Spermakerne — bei *Oe. Lamarckiana*, und damit auf einen noch niedrigeren „Mutationskoeffizienten“ der *Oe. Lamarckiana-gigas* (1916, S. 143 f). In Wirklichkeit ist die mut. gigas bei *Oe. Lamarckiana* beträchtlich häufiger beobachtet worden, als diese Berechnungen erwarten lassen. Und dazu ist auch die letzte Berechnung von Stomps wohl noch zu günstig für gigas, weil nach allem, was wir jetzt wissen, diploide Spermakerne bei *Oenothera* viel seltener sind als diploide Eizellen. Eine andere Erfahrung von de Vries (1918; *Opera collata* 7, S. 208 f.) an *Oe. grandiflora* widerlegt seine und Stomps' Auffassung ebenfalls: unter 1180 Individuen waren eine gigas und eine hemigigas, was aller Wahrscheinlichkeit widerspräche in dem Fall, daß die gigas durch Zusammenfallen von zwei hemigigas-Mutationen entstünde.

Wir ziehen das Fazit: Wenn tetraploide Individuen bei *Oenothera* nur durch zufälliges Zusammentreffen zweier diploiden Keimzellen entstehen könnten, hätten wir wahrscheinlich noch keine gigas in der Nachkommenschaft diploider Sippen zu sehen bekommen. Hemigigas entsteht

meist aus einem diploiden Ei, das bei komplexheterozygotischen Sippen immer beide Komplexe enthält, viel seltener aus einem diploiden Pollenkorn. Gigas entsteht durch somatische Genomverdoppelung.

Verhältnismäßig leicht, möchte man meinen, sollten Tetraploide aus Triploiden hervorgehen können. In Wirklichkeit ist sehr wenig Derartiges bekannt. De Vries (1923, S. 348) beschreibt eine fertile gigas-Sippe, die aus *Oe. (Lam. mut. simplex* \times *biennis* Chicago) semigigas nach Selbstbestäubung entstanden ist; ob dabei $14+14$ oder $21+7$ Chromosomen zusammengetreten sind, ist nicht zu entscheiden. Über zwei weitere als deuterogigas bezeichnete tetraploide Pflanzen berichtet Boedijn (1924, S. 133 f.); beide waren aus der triploiden *Oe. (Lam. lata* \times *Lam.)* semigigas entstanden, die eine nach Selbstbestäubung, die andere aus der Kreuzung mit *Oe. (biennis* \times *Lam.)* albivelutina. Wegen der Sterilität der beiden einander „durchaus ähnlichen“ Pflanzen nimmt Boedijn an, daß „die Deuterogigas ihre Entstehung der Vereinigung einer 21-chromosomigen und einer 7-chromosomigen Geschlechtszelle verdankt“. Da Boedijn von der Heterozygotie der *Oe. Lamareckiana* nicht spricht, erscheint sein Schluß nicht recht verständlich; ob ein Individuum mit vier gleichen Genomen aus $3+1$ oder $2+2$ Genomen entsteht, muß für die Beschaffenheit und das weitere Verhalten der Mutante gleichgültig sein. Etwas anderes ist es tatsächlich bei *Oe. Lamareckiana*; wenn etwa eine nichtreduzierte 21-chromosomige Eizelle einer *Oe. Lam. hemigigas-velutina* (vgl. dazu Hoepfener u. R., 1929, S. 34) durch ein velans-Pollenkorn befruchtet würde, käme ein Biotypus von der Konstitution ($3 \text{ velans} + 1 \text{ gaudens}$) zustande, der sich natürlich von ($2 \text{ velans} + 2 \text{ gaudens}$) unterscheiden müßte.

Einen Weg, auf dem bei *Oenothera* diploide Pollenkörner entstehen, kennen wir. Håkansson (1926, S. 285) fand bei *O. (Lam. \times biennis) rubivelutina* eine Gruppe von acht tetraploiden Pollenmutterzellen, Cleland (1929, S. 130) bei *O. Lamareckiana* ein ganzes Pollenfach mit solchen Zellen. Primär wurden hier also die Genome in einer somatischen Zelle verdoppelt, und das entspricht unseren Erfahrungen über denselben Vorgang in der Zygote oder sehr früh im Embryo. Restitutionskernbildung nach der heterotypischen Teilung ist bei diploiden *Oenotheren* selten beobachtet (Cleland, noch nicht veröffentlicht), während sie bei haploiden öfter vorkommt.

Über die Entstehung diploider Embryosäcke wissen wir noch weniger. Geerts (1909, S. 52) hat bei *O. Lamarckiana* eine Embryosackmutterzelle mit 28 Chromosomen gesehen; also wieder somatische Verdoppelung. Ein anderer Modus des Diploidwerdens scheint bei den Embryosäcken auch von anderen Pflanzen nicht bekannt (die Fälle habitueller somatischer Parthenogenesis natürlich ausgenommen): Restitutionskernbildung ist nirgends beschrieben, und Verschmelzung homöotypischer Kernspindeln, die auch zur Bildung diploider, aber qualitativ reduzierter Megasporen führen könnte, kommt wegen der räumlichen Verhältnisse kaum in Betracht (R. 1929, S. 132). Es würde sich wohl lohnen, bei solchen Objekten, die erfahrungsgemäß häufig diploide Embryosäcke erzeugen — die *Oenotheren* gehören nicht dazu —, einmal systematisch nach dem fraglichen Vorgang zu suchen, bei dem u. a. die Querwandbildung in der Sporentetrad gestört sein müßte; wenn nicht immer somatische Verdopplung die Ursache des Diploidwerdens der Megasporen ist.

Solche diploiden Embryosäcke und Pollenkörner, die einem tetraploid gewordenen Gewebebezirk entspringen, müßten streng genommen als reduziert gelten und könnten bei heterozygotischen Sippen sehr wohl Anzeichen einer Spaltung erkennen lassen. Bei den lange Ketten bildenden *Oenotheren* dürfte, nach den Erfahrungen an den fertilen gigas-Sippen, eine diploide Spore, selbst wenn sie aus einer tetraploiden Mutterzelle hervorgegangen ist, im allgemeinen die beiden Genome der diploiden Form ohne stärkere Änderung enthalten. Eine stärker spaltende Sippe aber wie *Oe. (Lam. × suaveolens) flavivelutina* dürfte die diploiden Sporen bei solcher Art der Entstehung mit deutlich variablem Genombestand ausstatten. Die unter den geschilderten Bedingungen auf einer diploiden Pflanze gebildeten Sporen werden sich also, kurz gesagt, von denen einer gigas-Pflanze, die durch somatische Genomverdopplung entstanden ist, nicht unterscheiden.

Der oben erwähnte von Shull beobachtete Fall erscheint unter diesem Gesichtspunkt merkwürdig. Die ungewöhnliche Häufung der diploiden Eizellen legt die Vermutung nahe, daß es sich nicht, wie Shull meint, um selbständiges Unterbleiben der Reduktionsteilung in einer so großen Zahl von Samenanlagen handelte, sondern um Entstehung dieser Samenanlagen aus einem und demselben tetraploiden Gewebekomplex; die betreffenden Blüten (ob alle 19 hemigigas-Pflanzen aus einer Blüte stammten, ist nicht bekannt) hatten sich unter normalen Bedingungen, im August, entwickelt. Aber das Ausbleiben jeder Spaltung — die Faktoren P, Br, V sind sonst unabhängig — spricht gegen diese Deutung und für die Annahme Shulls.

Hier ist auch auf den viel besprochenen Befund an der Kreuzung *Saccharum officinarum* \times *S. spontaneum* hinzuweisen. Nach Bremers sorgfältigen und ausgedehnten Untersuchungen hat dieser Bastard in F_1 immer (untersucht sind 18 Individuen verschiedener Herkunft) 136 Chromosomen, während bei der Mutter $n = 40$ und beim Vater $n = 56$ beträgt. Die von J. Clausen an den Zählungen in den Pollenmutterzellen geäußerten Zweifel (vgl. R. 1929, S. 10, 108) hat Bremer dadurch endgültig entkräftet, daß er die somatische Zahl in den Wurzelspitzen festgestellt hat (1931, S. 596, Sorte G 107 und Kassoer). Freilich waren seine Angaben über die Größe der Zellkerne (1923, S. 309) schon ein wichtiger Indizienbeweis, der als solcher hätte gewertet werden sollen. Diese Indizien hat Bremer später (1928, S. 611–627) noch beträchtlich vermehrt durch entsprechende Messungen der fertigen Pollenkörner, der Spaltöffnungs-schließzellen, der „Blasenzellen“ der Epidermis. Aber die große Arbeit, die diese Angaben neben wichtigen Mitteilungen über die gleiche Vermehrung der officinarum-Chromosomen in abgeleiteten Kreuzungen enthält, konnte ich bei meiner Bearbeitung der Artbastarde (1929) leider nicht mehr verwerten.

Die Bastarde zwischen dem edlen und dem wilden Zuckerrohr sind also immer hemigigas-Formen, mit 2×40 Chromosomen von der Mutter und 56 Chr. vom Vater, und es fragt sich, wie sie in den Besitz des verdoppelten Muttergenoms kommen. Aus der Aufspaltung nach der Stengelfärbung, die die Bastarde nur von der Mutter überkommen haben können, schließt Bremer, daß reduzierte Embryosäcke befruchtet werden, aber dann in der Zygote die Chromosomen der Mutter sich spalten, bevor auch die väterlichen Genomelemente in die erste gemeinsame Mitose mit aufgenommen werden. Nach der oben dargelegten Erwägung muß aber auch mit der Möglichkeit einer Reduktion in tetraploiden Megasporenmutterzellen gerechnet werden. Freilich läßt die große Zahl der zu erhaltenden Bastarde (oft bis zu 800, selten bis zu einigen tausend, aus einer Infloreszenz mit 80000 Blüten) einen gesetzmäßigen Vorgang, wie Bremer ihn annimmt, wahrscheinlicher erscheinen als die somatische Verdoppelung in der Blütenregion, die wir sonst nur als seltene Störung kennen. Endgültig geklärt wird die sehr interessante Erscheinung erst sein, wenn die entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge bekannt sind. Sonst könnte man auch die Spaltungszahlen der F_1 daraufhin betrachten, ob sie auf disomische oder auf tetrasomische Reduktion hinweisen.

4. Die Reduktionsteilung der triploiden hemigigas-Sippen.

Wie oben erwähnt, hat Darlington zuerst die Variabilität der Chromosomenbindung bei Triploiden postuliert, wie sie dann von Cat-cheside und auch von Capinpin u. Håkansson (1931) beschrieben worden ist. Als wir die Meiose triploider Sippen, z. B. der *Oe. (Lam.) gigas* \times *suaveolens*) hemigigas-flava untersuchten (Hoeppener u. R. 1929, S. 44), war die theoretische Einsicht noch nicht gewonnen, die den Wegweiser für die schwierigen cytologischen Verhältnisse gibt. Das gelegentliche Vorkommen längerer Ketten ließ solchen Bildern gegenüber, die zahlreiche kleinere Gruppen zeigten, die Vermutung abnormaler Zerreißung aufkommen, während jetzt die Möglichkeit der verschiedensten Konfigurationen bei einer und derselben triploiden Verbindung klar geworden ist. Bei der erwähnten hemigigas-flava oder

flavilaetivelutina z. B. wird der Zufall alle Bindungen herbeiführen, die bei der Kombination von *gaudens* + *velans* = 12 + 2, *gaudens* + *flavens* = 12 + 2, *velans* + *flavens* = 4 + 4 + 3 × 2 möglich sind.

Hauptergebnis.

Hemigigas entsteht bei *Oenothera* meist aus einem diploiden Ei, viel seltener aus einem diploiden Spermakern. Gigas entsteht durch somatische Genomverdoppelung. Beschrieben werden sieben triploide und fünf sehr gut fruchtbare, ziemlich konstante tetraploide Bastarde.

Die vorliegende Mitteilung ist die erste in einer hoffentlich in rascher Folge erscheinenden Reihe von Arbeiten, in denen ich der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft meinen Dank für langjährige Unterstützung abzutragen versuche.

Zitierte Literatur.

- Blakeslee, A. F., Belling, J., and Farnham, M. E., Inheritance in tetraploid *Daturas*. *Botan. Gazette* **76**, 329 (1923).
- Bremer, G., A cytological investigation of some species and species-hybrids of the genus *Saccharum*. *Genetica* **5**, 97 (1923).
- De cytologie van het suikerriet. IV. Een cytologisch onderzoek der bastaarden tusschen *Saccharum officinarum* en *S. spontaneum*. *Archief v. d. Suikerindustrie in Nederlandsch-Indië* 1928, 565.
- De cytologie van het suikerriet. V. Een onderzoek over de somatische chromosomenaantallen van suikerriet. *Archief v. d. Suikerindustrie in Nederlandsch-Indië* 1931, 583.
- Capinpin, J. M., Meiotic behavior of triploid *Oenotheras*. *Americ. Naturalist* **64**, 566 (1930).
- Catcheside, G. D., Meiosis in a triploid *Oenothera*. *Journ. of Genetics* **24**, 145 (1931).
- Cleland, R. E., Chromosome behavior in the pollen mother cells of several strains of *O. Lamarckiana*. *Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre* **51**, 126 (1929).
- Cleland, R. E., and Blakeslee, A. F., Segmental interchange, the basis of chromosome attachments in *Oenothera*. *Cytologia* **2**, 175 (1931).
- Darlington, C. D., Telosynapsis or structural hybridity in *Oenothera*? *Nature* (1930).
- The cytological theory of inheritance in *Oenothera*. *Journ. of Genetics* **24**, 405 (1931).
- Recent advances in cytology. London 1932.
- Davis, B. M., Cytological studies on *Oenothera*. III. A comparison of the reduction divisions of *Oenothera Lamarckiana* and *O. gigas*. *Ann. of Bot.* **25**, 338 (1911).
- Ernst, A., Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1918.
- Emerson, St., and Sturtevant, A. H., Genetic and cytological studies on *Oenothera*. III. The translocation interpretation. *Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre* **59**, 395 (1931).
- Gates, R. R., The stature and chromosomes of *Oenothera gigas* de Vries. *Arch. f. Zellforschung* **3**, 525 (1909).
- The origin of Polyploidy. John Innes Hortic. Institution, Conference of polyploidy, 1929.
- Geerts, J. M., Beiträge zur Kenntnis der Cytologie und partiellen Sterilität von *Oenothera Lamarckiana*. *Rec. Trav. Bot. Néerland.* **5**, 93 (1909).
- Gerhard, K., Genetische Untersuchungen an *Oenothera grandiflora* Ait. *Jenaische Zschr. f. Naturw.* **64**, 283 (1929).

- Håkansson, A., Über das Verhalten der Chromosomen bei der heterotypischen Teilung schwedischer *Oenothera Lamarckiana* und einiger ihrer Mutanten und Bastarde. *Hereditas* **8**, 255 (1926).
- Beobachtungen über die Chromosomenbindungen bei einer triploiden *Oenothera*. *Botaniska Notiser* 1931, 339.
- Hoeppener, E., und Renner, O., Genetische und zytologische *Oenotheren*studien. II. Botan. Abhandl. herausgeg. v. K. Goebel, Heft 15 (1929).
- Ishikawa, M., Studies on the embryo sac and fertilization in *Oenothera*. *Ann. of Bot.* **32**, 279 (1918).
- Lehmann, E., Die Theorien der *Oenothera*forschung. Jena 1922.
- Lindstrom, E. W., and Humphrey, L. M., Comparative cyto-genetic studies of tetraploid tomatoes from different origins. *Genetics* **18**, 193 (1933).
- Poole, Ch. F., The interspecific hybrid, *Crepis rubra* × *C. foetida*, and some of its derivatives. II. Two selfed generations from an amphidiploid hybrid. *Univers. of Calif. Publ. Agr. Sci.* **6**, 231 (1932).
- Constant species hybrids. *Americ. Naturalist* **67** (1933). (Sep. 3 Seiten.)
- Renner, O., Befruchtung und Embryobildung bei *Oenothera Lamarckiana* und einigen verwandten Arten. *Flora* **107**, 115 (1914).
- Versuche über die gametische Konstitution der *Oenotheren*. *Zschr. Abst. u. Vererbungslehre* **18**, 121 (1917).
- Referat über de Vries, *Bot. Gaz.* **65** (1918) und *Flora* **111** (1918) in *Zschr. f. Abst. u. Vererbungslehre* **24**, 175 (1921).
- Artbastarde bei Pflanzen. *Handb. d. Vererbungswissenschaft* **2**, 1929. Berlin.
- Schwemmle, J., Genetische und zytologische Untersuchungen an *Eu-Oenotheren* I. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **67**, 849 (1928).
- Shull, G. H., An unexpected association of factors belonging to three linkage groups in *Oenothera* and its explanation. *Proceed. Nat. Ac. of Sci.* **15**, 268 (1929).
- Stomps, Th. J., Die Entstehung von *Oenothera gigas* de Vries. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* **30**, 406 (1912).
- Über den Zusammenhang zwischen Statur und Chromosomenzahl bei den *Oenotheren*. *Biolog. Centralbl.* **36**, 129 (1916).
- Sur *Oenothera biennis* mut. *gigas*, une nouvelle mutation tétraploïde. *La Cellule* **35**, 235 (1925).
- Über die Mutationserscheinungen der *Oenothera biennis* L. *Zschr. Abst. u. Vererbungslehre*, Supp. II, 1405 (1928).
- Vries, H. de, Gruppenweise Artbildung. Berlin 1913.
- *Oenothera gigas nanella*, a mendelian mutant. *Bot. Gazette* **60**, 337 (1915).
- Mass mutations and twin hybrids of *Oenothera grandiflora* Ait. *Bot. Gazette* **65**, 377 (1918).
- *Opera e periodicis collata*, Vol. VI u. VII. (Abdrucke sämtlicher Arbeiten über *Oenothera* bis 1925.) 1920—1927.
- Winge, Ö., On the origin of constant species-hybrids. *Svensk Bot. Tidskrift* **26**, 107 (1932).

Nachtrag. Nach der Absendung des Manuskripts erschien eine Mitteilung von Davis¹⁾, in der die Literatur über die Riesen von *Oenothera* vollständiger zusammengestellt ist als ich es getan habe²⁾. Der Autor geht aus von der Beobachtung, daß in der Nachkommen-schaft einer *O. franciscana* von der Konstitution $YyTt = SsNn$ in

1) B. M. Davis, The genetics and cytology of a tetraploid from *O. franciscana* Bartl. *Genetics* **18**, 293 (1933). — *O. franciscana* ist bekanntlich homozygotisch.

2) Unsere Erfahrungen und Überlegungen zum *gigas*-Problem (1917, Artbastarde 1929, Hoeppener u. R. 1929) fehlen allerdings.

der sonst üblichen Symbolisierung, ein triploides Individuum auftrat, das nach seinem genetischen Verhalten vermutlich die Konstitution SSSNNN gehabt hat, also, wenn diese Vermutung zutrifft, aus einer SSNN- und einer SN-Keimzelle (oder aus dispermer Befruchtung $SN + SN + SN$, was Davis aber ablehnt) hervorgegangen ist. Eine diploide Keimzelle dieser Zusammensetzung kann auf der Heterozygote nur durch Unterdrückung der homöotypischen Teilung entstehen, und solche haben Davis und Kulkarni¹⁾ (S. 73) von einer haploiden *Oenothera franciscana* beschrieben. Solche Entstehung diploider Keimzellen hält D. nun für verbreiteter als es die unmittelbare Beobachtung erscheinen läßt. Auch die bekannten Fälle, in denen tetraploide Individuen von *Oenothera* aus diploiden hervorgegangen sind, möchte er wenigstens teilweise so deuten (S. 312f.): weil die gigas-Sippen nie ganz konstant waren, sollen sie nicht durch somatische Genomverdoppelung, sondern aus diploiden Keimzellen entstanden sein, entweder aus nicht-reduzierten, mit Unterdrückung der heterotypischen Teilung gebildeten, oder aus solchen, bei deren Bildung die heterotypische Teilung noch abgewickelt, die homöotypische unterdrückt wurde; die letzte Annahme ist die Hypothese von Stomps — den D. hier nicht anführt — in präziserer Fassung.

Was die Begründung betrifft, so scheint sie mir nicht stichhaltig. Die betreffenden gigas-Typen sind, was Davis wohl weiß, aus komplexheterozygotischen Formen — er sagt dafür „structural hybrids“ — entsprungen, also allotetraploid, und weil sie, wie oben betont ist und wie auch D. hervorhebt, wenig Bivalente bilden, werden ihre Keimzellen immer variabel konstituiert sein, auch wenn ursprünglich jedes Chromosom doppelt vorhanden war. Dazu kommt noch etwas anderes, was ich oben (S. 129) gegenüber Stomps nur angedeutet habe.

Die eine Annahme von Davis (wie die von Stomps) bedeutet, was er sich nicht klar gemacht zu haben scheint, z. B. für *O. Lamarckiana-gigas*, daß sie entstanden sein soll aus zwei Keimzellen, von denen die eine 2 velans-, die andere 2 gaudens-Komplexe enthielt. Niemals sind bei einer komplexheterozygotischen *Oenothera* solche Embryosäcke angetroffen worden — im Pollen ließe sich die Wirkung derartiger Keimzellen von der Wirkung dispermer Befruchtung nicht unterscheiden —, und es ist auch wenig wahrscheinlich, daß sie noch angetroffen werden. Denn wenn Zellen mit zwei gaudens-Komplexen keinen gesunden Embryo aufbauen können, ist es auch fraglich, ob sie einen gesunden

1) B. M. Davis and Ch. G. Kulkarni, The cytology and genetics of a haploid sport from *Oenothera franciscana*. *Genetics* 15, 55 (1930).

Gametophyten erzeugen können. Und endlich: in welche unabsehbare Ferne der Wahrscheinlichkeit würde die Bildung von *O. Lamarckiana-gigas* entwinden, wenn wir nun auch noch auf das Zusammentreffen von 2 velans mit 2 gaudens warten müßten!

Davis hat übrigens, und das macht den Kern seiner Mitteilung aus, aus seiner triploiden *O. franciscana* eine tetraploide gigas hervorgehen sehen. Ob dabei zwei Keimzellen mit je 14 Chromosomen beteiligt waren, wie der Verf. annimmt, oder eine mit 21 und eine mit 7, oder Keimzellen mit intermediären Zahlen, ist nicht zu entscheiden. Die Homozygotie der *O. franciscana* hat die Entstehung von gigas aus hemigigas gegenüber den Bastarden sicher erleichtert.

Nachtrag. In den Kulturen von 1933 sind wieder mehrere Riesen aufgetreten, von denen besonders einer bemerkenswert ist; eine hemigigas, mit etwa 20 Chromosomen, in der Kreuzung *P-rubiflexa* \times *cruciata*, mächtig groß, dunkelgrün, tief rotnervig neben 57 heller grünen viel kleineren *p-rubiflexa* = *p-rubens* \cdot *flectens*. Der Riese ist zweifellos *rubens* \cdot (*pingens* + *flectens*), also aus einem nichtreduzierten Pollenkorn hervorgegangen. Auf den Anteil von *pingens* weist u. a. die dunkelgrüne Laubfarbe hin. Der Bastard sieht überhaupt wie eine stark vergrößerte *cruciata* aus; zufällig sind auch die Blüten voll *cruciat*. *P-flectens*, in einer diploiden Eizelle, kann nicht beteiligt sein, weil die Stengeltupfung fehlt. Es ist bemerkenswert, daß gerade bei *O. cruciata* das Aktivwerden diploider Pollenkörner schon früher wahrscheinlich gemacht worden ist (vgl. oben S. 137).

Erklärung von Tafel IV und V.

Tafel IV.

- Fig. 1. *Oe. (biennis-cruciata* \times *cruciata)* *albiflexa* F_2 (1927).
 Fig. 2. *Oe. albiflexa* F_2 (1929).
 Fig. 3. *Oe. albiflexa-gigas* F_2 (1927).
 Fig. 4. *Oe. albiflexa-gigas* F_2 (1929).

Tafel V.

- Fig. 5. *Oe. [biennis* \times (*Lamarck.* \times *cruciata)* *flexivelutina]* *Z-albivelutina* F_2 bräunlich (1929).
 Fig. 6. *Oe. Z-albivelutina-gigas* F_2 (1930).
 Fig. 7. *Oe. Z-albivelutina*, links *gigas* F_2 , rechts diploid (1930).
 Fig. 8. *Oe. albiperecurva-gigas* (2 *albicans* + 2 *M p Perc-flavens*), zuerst aufgetretenes Individuum (1929).
-

Immunitätszüchtung.

Eine zusammenfassende Darstellung 14jähriger Arbeiten
aus dem Gebiete der Biologie
(1920—1933).

Von **Th. Roemer** (Halle a. d. Saale).

Mit 9 Abbildungen im Text.

1. Zielsetzung.

Die gärtnerischen, landwirtschaftlichen und forstlichen Nutzpflanzen werden alljährlich oder in unregelmäßigen Jahresabständen von den verschiedensten Krankheiten und tierischen Schädlingen befallen. Sehr erhebliche Ausfälle in der Erzeugung sind durch sie verursacht; diese beziehen sich teils auf die Menge, teils auf die Qualität, teils auf die Haltbarkeit, teils auf die Verwertbarkeit des Ernteerzeugnisses. Die Schädigungen stellen sehr große Ausfälle an Volksvermögen dar, ja sie können Veranlassung für große politische Schwierigkeiten werden nicht nur ernährungs-politischer, sondern sogar währungs-politischer Art. Die starke Schädigung der Kartoffelernte 1916 durch *Phytophthora infestans* war die Ursache der ernstesten Schwierigkeiten der Ernährungslage in dem Winter 1916/17, in welchem die Kohlrübe (*Brassica Napus rapifera*) als Ersatz der Kartoffel zu Speisezwecken herangezogen werden mußte. 1932 wurde die Weizenernte Südost-Europas durch *Puccinia triticina* so stark geschädigt, daß Stockungen des gesamten Wirtschaftslebens die Folge waren. Nach Angaben der Biologischen Reichsanstalt betrug der durch Krankheiten und Schädlinge verursachte Schaden an der deutschen Ernte 1927:

	Durch Krankheiten		Schädlinge	
	in %	in Mill. RM.	in %	in Mill. RM.
bei Getreide	10	400	10	400
„ Kartoffeln	25	250	5	50
„ Zuckerrüben	5	12	10	25
„ Gemüse	10	35	10	35
„ Obst	10	40	20	80
„ Wein	20	40	20	40

Die Aufwendungen, welche im Weinbau alljährlich zur Niederhaltung von Krankheiten des Rebstocks gemacht werden müssen, betragen allein für Deutschland viele Millionen RM., für ausgesprochene Weinbaugebiete wie Italien, Frankreich, Spanien noch höhere Summen.

Somit ist offenkundig, daß der Kampf gegen die zahlreichen Pflanzenkrankheiten aller Nutzpflanzen — sei es im Gartenbau, in der Landwirtschaft oder im Forstbetriebe — der Veterinärmedizin an Bedeutung nicht nachsteht. Die Häufung von Individuen der gleichen Art und Varietät auf engem oder engstem Raum begünstigt das Auftreten von Epidemien. Je ausgedehnter der räumliche Anbau einer Nutzpflanze ist, je dichter zueinander die einzelnen Bestände liegen, je mehr die Mischkultur zugunsten der Reinkultur zurückgedrängt worden ist, je häufiger die einzelne Fruchtart auf ein und demselben Feld sich wiederholt, um so mehr wachsen die Möglichkeiten für die — sei es durch Pilze oder durch tierische Schädlinge hervorgerufenen — Gefahren.

Der Abwehrkampf kann also schon mit der Änderung dieser Verhältnisse beginnen: seltenere Wiederholung der gleichen Frucht innerhalb der Fruchtfolge des Ackerbaus, im Anbau von Mischkultur statt Reinkultur im Ackerbau- und insbesondere im Forstbetrieb. Jedoch stehen dieser Art der Abwehr häufig wirtschaftliche Bedenken entgegen. Einschränkung oder gar Verzicht auf den Anbau einer bestimmten Pflanzenart kann volkswirtschaftliche und soziale Umwälzungen zur Folge haben. Als Beispiel diene das Auftreten von Kartoffelnematoden in den mitteldeutschen Gebirgslagen, die zur Einstellung des Kartoffelbaus zwingen, ohne daß sofort eine geeignete Ersatzfrucht für die dichte Bevölkerung vorhanden wäre. Dabei spielt das Ernährungserfordernis eine geringere Rolle als die Beschäftigungserfordernis dieser kinderreichen Familien der Gebirgsdörfer. Der Ernährungsbedarf könnte durch Zufuhr der von der Bevölkerung gewünschten Lebensmittel gedeckt werden, wenn andere Stoffe zum Verkauf gelangen würden. Umstellung dieser Kartoffelfläche auf Grünland (Weide) und Erzeugung von Milch und Molkereiprodukten wäre klimatisch und technisch möglich, würde aber zu einer weitgehenden Arbeitslosigkeit der Gebirgsdörfer führen, die nach dem Rückgang der Heimindustrie nur mäßige Beschäftigung in einer Feldkultur, welche viel Handarbeit erfordert, finden können.

Eine ganze Reihe der pilzlichen Krankheiten der Kulturpflanzen kann alljährlich bekämpft werden durch Beizung des Saatgutes, durch Spritzen der Pflanzen, Bäume, Feldbestände und Plantagen. Die Geld- und Arbeitsaufwendungen sind für Beizung des Saatgutes ver-

hältnismäßig gering, jedoch beim Spritzen erheblich, wird doch in Obstanlagen und Weinbergen bis zu 6 mal gespritzt. Diese Maßnahmen sind nur prophylaktischer Art, daher erweisen sie sich in einzelnen Jahren als überhaupt überflüssig, nämlich in jenen Jahren, in denen die Krankheit dank des Witterungsverlaufes des Jahres nicht gefahrbringend auftritt. So erweist sich z. B. in Mittel- und Ostdeutschland ein regelmäßiges Spritzen der Kartoffelbestände mit Kupferkalkbrühe gegen *Phytophthora infestans* als nicht wirtschaftlich, weil diese in trockenen Jahren gar nicht und in feuchten Jahren nicht so verheerend auftritt, daß alljährlich vorsorgliches Spritzen angebracht erscheint, wie es in dem feuchteren Klima Dänemarks und Hollands regelmäßig geschieht.

Andere Krankheiten treten wiederum so regelmäßig und so stark auf, daß alljährlich wiederholt Spritzung notwendig ist, welche die Erzeugungskosten wesentlich erhöht. Dieser Aufwand würde völlig in Wegfall kommen, sobald Sorten oder Varietäten zur Verfügung stehen, die entweder immun oder doch so widerstandsfähig sind, daß eine merkbare Ertragsdrückung durch die einzelnen Krankheiten nicht eintritt. So erkrankt Roggen in dem Klima Deutschlands stets an *Puccinia dispersa*, ohne daß erhebliche Ertragssenkungen hierdurch eintreten. Auch einige wenige Weizensorten befallen stark mit *Puccinia glumarum*, ohne daß die bei den meisten deutschen Weizensorten eintretende Ertragsdrückung beobachtet wird (z. B. der Peragis-Sommerweizen). Das gleiche gilt betreffs *Puccinia triticea* z. B. für den Winterweizen Criewener 104.

Das Auftreten und die Beobachtung einer Krankheit bedingt daher wohl meistens, jedoch nicht immer eine wirtschaftliche Schädigung. Es gibt aber eine Reihe von Krankheiten, gegen welche keinerlei Hilfsmittel zur Verfügung stehen (z. B. gegen die verschiedenen Rosterkrankungen der Getreidearten) oder deren Bekämpfung unmöglich wird, weil die Biologie des Krankheitserregers keine Möglichkeiten der Bekämpfung bietet (z. B. der Kartoffelkrebs [*Synchytrium endobioticum*]).

In diesen Fällen bleibt als einzige Möglichkeit die Züchtung von Rassen, bei denen die betreffende Krankheit gar nicht zum Durchbruch kommt, also die Immunitätszüchtung.

Die Zielsetzung einer bewußten Immunitätszüchtung muß daher in erster Linie die Schaffung von Sorten, Rassen, Varietäten sein, die gegen Krankheiten widerstandsfähig sind, welche auf andere Weise nicht bekämpft werden. In zweiter Linie wird aber auch die Bekämpfung solcher Krankheiten durch Immunität ins Auge zu fassen sein, die heute noch durch jährliche Aufwendungen an Geld und Arbeit bekämpft

werden, weil die Benutzung immuner Sorten im Anbau die billigste Bekämpfung ist und sein wird. Die Zielsetzung kann auf solche wirtschaftliche Gesichtspunkte sicherlich Rücksicht nehmen, die praktische Zuchtarbeit jedoch nicht immer. Letztere muß Rücksicht nehmen auf den derzeitigen Stand unserer Erkenntnisse und auf die wissenschaftlichen Möglichkeiten. So ist die Züchtung von Weizensorten, die gegen *Tilletia* widerstandsfähig sind, weniger wichtig als solcher, die gegen die verschiedenen *Puccinia*-Arten resistent sind. Aber die Biologie von *Tilletia*, die Technik der künstlichen Infektion und die Symbiose zwischen *Tilletia* und *Triticum* liegen klarer als dieses für *Puccinia* der Fall ist. Daher sind Versuche, *Tilletia*-resistente Sorten zu schaffen, älteren Datums als Versuche zur Schaffung *Puccinia*-widerstandsfähiger Weizensorten, welche sicherlich eine wirtschaftlich größere Bedeutung haben als erstere.

Noch ein weiterer Gesichtspunkt ist bei der Zielsetzung zu beachten; nämlich nicht nur die absolute Ertragsschädigung und Qualitätsverschlechterung, sondern auch das Ausmaß der Ertragsschwankungen ist von Bedeutung. Die Ernteschwankungen sind in erster Linie durch die Schwankungen und Zufälligkeiten der Jahreswitterung bedingt, aber hinzu treten die Ertragsdrückungen durch Krankheiten. Die geringsten Ernten sind jeweils vorhanden, wenn Epidemien in den Feldbeständen auftreten. Vermeiden wir diese durch Anbau immuner Sorten, so sind die Schwankungen der Ernteerträge nicht verschwunden, aber doch wesentlich geringer geworden. Dieses wird bei den einzelnen Kulturen verschieden stark sein; z. B. sind geringe Haferernten meist durch Trockenheit und nicht durch pilzliche Krankheiten bedingt, geringe Gerstenernten vorwiegend durch Lagern der Feldbestände und durch Streifenkrankheit, geringe Weizenernten durch Rost, geringe Kartoffelernten durch Abbau und durch *Phytophthora*. Die Ertragsschwankungen zu verringern, ist für deutsche Verhältnisse meistens ebenso wichtig, zur Zeit wahrscheinlich wichtiger, als die Erträge zu steigern. Denn die Schwierigkeiten der Agrarpolitik liegen heute weniger in der absoluten Höhe der Ernten als in den Ernteschwankungen. Diese bedingen weitgehend die Preisschwankungen und diese wiederum die Unsicherheit der Betriebskalkulation.

Der Begriff Immunität wird von den verschiedenen Autoren in wechselndem Sinn benutzt, insbesondere hat sich zwischen der Anwendung des Begriffs in der Botanik und in der Züchtung ein Unterschied herausgebildet. Die zuletzt veröffentlichte Definition des botanischen Immunitätsbegriffs ist die von Gäumann im Handwörter-

buch der Naturwissenschaften; er versteht unter Immunität 1. in Übereinstimmung mit Human- und Veterinärmedizin das Ergebnis einer Immunisierung des Organismus durch eine vorausgegangene schwache Infektion oder durch ein Reaktionsprodukt des Parasiten (Serum, Kulturfiltrat usw.), 2. faßt er unter Immunität alle jene Fälle zusammen, in denen eine parasitäre Symbiose zwischen „Wirt“ und „Krankheitserreger“ unmöglich ist. Kommt dagegen eine solche Symbiose so zustande, daß der Krankheitserreger von der erkrankten Pflanze unterdrückt wird und die Krankheit nur in geringem Maße oder gar nicht zum Ausbruch kommt (latenter Befall), so spricht der Botaniker sinngemäß von Resistenz. In der Züchtung hat sich dagegen seit längerer Zeit eine Beurteilung nach dem in Erscheinung tretenden Krankheitsbild eingeführt: in diesem Sinn faßt der Züchter alle Fälle unter den Begriff Immunität, in welchen die Symbiose Wirt-Parasit zustande kommt, aber dem Beobachter nicht augenscheinlich auffällt, also über Gäumanns Definition hinaus auch die Fälle, in denen der Parasit wohl in die Wirtspflanze eindringt und eine Zeitlang in ihr wächst, aber keine augenfälligen Krankheitszeichen zustande kommen. Da sich dieser Immunitätsbegriff in der Landwirtschaftswissenschaft weitgehend eingebürgert hat, erscheint es heute zweckmäßig, ihn in der praktischen Züchtungsarbeit beizubehalten und zwar unter bewußter Vernachlässigung der Tatsache, daß die „immun“ Sorten nicht „immun“ im strengen Sinn sind, sondern infolge ihrer außerordentlich hohen Resistenz dem Beobachter eine „Immunität“ vortäuschen, solange er nicht mit feinen, messenden und mikroskopischen Methoden die Spuren des Kampfes zwischen Wirt und Parasit bei einem solchen latenten Befall aufsucht.

Die Möglichkeit, die aufgezeichneten Ziele zu erreichen, wird mehrfach bestritten. Solche Einwände sind berechtigt, sofern an die Immunität im Sinne von Gäumann gedacht wird. Sorten irgendeiner Kulturpflanze zu schaffen, welche mit einem pilzlichen Krankheitserreger, der normalerweise diese Nutzpflanze befällt, gar keine Symbiose eingehen, ist selten möglich und auch nicht erforderlich. Die Immunitätszüchtung wird nur Sorten schaffen, welche hohen Anbauwert mit der Fähigkeit verbinden, den Erreger einer oder die Erreger mehrerer Krankheiten nicht zur Vermehrung oder Fortpflanzung kommen zu lassen. Dieses genügt für die praktische Zielsetzung, weil durch Anbau solcher Sorten die betreffenden Krankheiten praktisch verschwinden, d. h. nur in wirtschaftlich belanglosem Ausmaß zu finden sein werden, z. B. Kartoffelkrebs.

Zade wendet ein, daß Sorten, die in diesem Sinn immun sind, in ihrer Leistungsfähigkeit doch behindert bleiben, da sie von den Pilzen latent befallen sind. Jedoch ist zu bedenken, daß solche latente Schädigungen auf Grund künstlicher Infektion überschätzt werden, da diese stets wesentlich stärker ist als die natürliche Infektion.

Ein dritter Einwand gegen die Immunitätszüchtung ist folgender: wie noch zu zeigen ist, treten alle pilzlichen Erreger in zahlreichen physiologisch sehr fein abgestuften Rassen auf. Solche Rassen können fortgesetzt neu gebildet werden, sei es durch Mutation oder durch Mendelspaltung als Folge von Reduktionsteilung und darauf folgenden Kopulationen. Es ist daher die Möglichkeit vorhanden, daß neue physiologische Rassen eines Pilzes entstehen, welche die bisher immunen Sorten der Nutzpflanze befallen. Dieser Möglichkeit muß man bei Durchführung der Immunitätszüchtung Rechnung tragen; diese Tatsache kann und darf uns aber nicht Anlaß sein, auf die Immunitätszüchtung überhaupt zu verzichten. Sie wird uns zwar die Aufgabe wesentlich erschweren, aber nicht unmöglich machen.

Es wird sich nicht immer nur um Immunität gegen eine Krankheit handeln. Die einzelnen Kulturpflanzen werden durch verschiedene Krankheiten entweder gleichzeitig oder zu verschiedenen Zeiten befallen. Nicht selten ist auch der Fall, daß durch das Auftreten einer Krankheit dem Erreger einer zweiten Krankheit die Möglichkeit gegeben wird, sich durchzusetzen. So wies schon 1914 Lang darauf hin, daß Weizenpflanzen, welche durch *Tilletia tritici* erkrankt sind, in stärkerem Maße von *Puccinia glumarum* befallen werden. Manche Krankheitserreger sind ausgesprochene Schwächeparasiten; ihr Auftreten wird nicht nur durch schwache Ernährung, Kälteschäden, sondern auch durch Schwächung der Wirtspflanze durch eine andere Krankheit begünstigt. Es wird somit nicht selten darauf ankommen, Widerstandsfähigkeit gegen zwei oder mehrere Krankheiten in ein und derselben Sorte zu vereinigen. Hierdurch steigen die Schwierigkeiten. Solche Kombination von Widerstandsfähigkeit gegen verschiedene Pilzarten wird ganz besonders bei Wein und Obst erforderlich, aber auch bei Getreide in Zukunft erwünscht sein: z. B. die Vereinigung der Widerstandsfähigkeit gegen Flugbrand (*Ustilago tritici*) mit solcher gegen Gelbrost (*Puccinia glumarum*) bei Sommerweizen oder der Widerstandsfähigkeit gegen Braunrost (*Puccinia triticina*) mit solcher gegen Gelbrost (*Puccinia glumarum*) und Steinbrand (*Tilletia tritici*) bei Winterweizen, von Immunität gegen *Synchytrium* mit solcher gegen *Phytophthora infestans* bei Kartoffel. Wenn auch die Schwierigkeiten durch

solche erhöhte Anforderungen steigen, so ist doch die Möglichkeit, Sorten zu schaffen, die gegen zwei Krankheiten immun sind, nicht anzuzweifeln. In Abschnitt 3, S. 185/6, werden die Ergebnisse unserer Arbeiten aufgezeigt werden, welche in dieser Richtung Fortschritte gebracht haben.

Die Immunitätszüchtung wird im allgemeinen von den privaten Pflanzenzüchtern abgelehnt, weil sie einen zu großen Aufwand an Zeit, Arbeit und Unkosten verursacht. Dieses ist richtig. Daher ist es nicht nur eine dankbare Aufgabe, sondern geradezu Pflicht der wissenschaftlichen Institute, die Immunitätszüchtung zu betreiben und die Ergebnisse den Züchtern zur Verfügung zu stellen. Immerhin haben auch private Pflanzenzüchter sich mit Immunitätszüchtung beschäftigt; so werden alljährlich von privaten Kartoffelzüchtern neue krebsimmune Sorten geschaffen. Auch die Züchtung von Phytophthora-widerstandsfähigen Sorten ist von einigen Privatzüchtern in Angriff genommen worden. Bei Getreide liegen die Dinge schwieriger, insbesondere betr. des Weizenrostes. Es ist ganz klar, das kein Privatzüchter so ausgedehnte Arbeiten, wie wir sie an der Pflanzenzuchtstation der Universität Halle durchführen, leisten kann. Aber es ist doch zu betonen, daß viele unserer Arbeiten direkt von den Züchtern genutzt werden können und in diesem Sinn grundlegende Vorarbeiten sind, nämlich: die Entwicklung der künstlichen Infektionstechnik, die Trennung der Biotypen, das Durchsuchen der umfangreichen Sortimente nach widerstandsfähigen Sorten. Jeder Züchter kann auf Grund unserer Arbeiten das richtige Elternmaterial für Kreuzungen anwenden, z. B. die Sorte „Walpersii“ als Ausgangspunkt zur Erzüchtung von Flugbrand-widerstandsfähigen Gerstensorten, oder die Sorte Black Mesdag zur Schaffung Flugbrand-widerstandsfähiger Hafersorten oder die Sorte Anthracnose resistant Dry Shell 22, welche gegen alle 34 Rassen von *Colletotrichum* widerstandsfähig ist, zur Erzielung von Phaseolus-Sorten, die gegen die Brennflecken-Krankheit widerstandsfähig sind. Ich halte für ein sehr wesentliches Ergebnis unserer 14-jährigen Arbeiten, daß der Züchter diese Vorstufen nicht mehr durchlaufen muß, daß er nicht mehr Erfahrungen mit den Methoden der künstlichen Infektion erst mühsam selbst sammeln muß und daß er die Kenntnisse über die biologische Spezialisierung des einzelnen Pilzes ohne weiteres verwerten kann.

2. Methoden.

Die Immunitätszüchtung muß mit künstlichen Infektionen arbeiten, wie die Erfahrung gelehrt hat. Nur in sehr seltenen

Fällen ist die natürliche Infektion jedes Jahr in so starkem Maße vorhanden, daß der Züchter auf die künstliche Infektion verzichten kann. So hat z. B. Strampelli in Rieti infolge der besonders günstigen Lage des Zuchtgartens in einem Talkessel alljährlich in seinen Zuchtgärten und Zuchtfeldern Rostepidemien, so daß es ihm ohne künstliche Infektionen gelungen ist, Sorten zu schaffen, die sich in der Praxis weitgehend widerstandsfähig erwiesen haben. Vielfach haben Getreidezüchter Auslese auf Rostresistenz auf Grund von Feldbeobachtungen gemacht, aber ein durchschlagender Erfolg wurde dabei nicht erzielt, weil die Epidemien nicht regelmäßig auftreten und in den Jahrgängen widersprechende Ergebnisse in der Bonitierung erzielt werden, da andere physiologische Rassen des Erregers wirksam sind.

Die künstlichen Infektionen können entweder an jungen, an Keimpflanzen im Gewächshaus oder an Pflanzen des Feldbestandes in verschiedenem Stadium des Wachstums, mehrfach an älteren Pflanzen vorgenommen werden. Bei den Brandarten ist der Termin der künstlichen Infektion durch die Biologie des Pilzes fest bestimmt, bei den *Puccinia*-Arten auf Getreide, bei *Phytophthora* auf Kartoffel, bei *Colletotrichum* auf *Phaseolus*, und in anderen Fällen können die künstlichen Infektionen zu sehr verschiedener Zeit vorgenommen werden. Es tritt dann die Frage auf, ob die künstliche Infektion an jungen, besonders an Keimlingspflanzen ein richtiges Bild gibt. Eine Jugendinfektion wird stets eine sehr schwere Prüfung sein, weil hier die Bedingungen für den Krankheitserreger günstig, für die Wirtspflanze, da sie noch nicht voll entwickelt ist, ungünstig sind. Es ist aus diesem Grunde die Frage aufgeworfen worden, ob überhaupt die künstliche Infektion von jungen Pflanzen eine geeignete Methode sei. Es ist richtig, daß in einer solchen Prüfung Varietäten der Wirtspflanze erkranken, zum Teil stark erkranken, welche sich bei feldmäßiger Infektion älterer Pflanzen ganz gesund oder doch weitgehend widerstandsfähig erweisen würden. Insofern stimmen Prüfungen junger Pflanzen im Gewächshaus nicht immer überein mit den tatsächlichen Verhältnissen des Anbaus. Man wird daher Gefahr laufen, daß wertvolle Sorten oder Neukombinationen solcher Kreuzungen als nicht widerstandsfähig ausgemerzt werden, welche praktisch doch genügend widerstandsfähig im Feldbestand sein, also das Zuchtziel erreichen würden. Beispiele dafür, daß Feldresistenz besteht bei Sorten oder Zuchtstämmen, die in der Gewächshausprüfung jugendlicher Pflanzen nicht als widerstandsfähig erkannt worden sind, sind vorhanden. Umgekehrt liegen keine Beispiele dafür vor, daß Sorten und Kreuzungsnummern, welche im Gewächshaus bei richtiger Technik

der künstlichen Infektion jugendlicher Pflanzen sich als widerstandsfähig ausgewiesen haben, im Felde trotzdem anfällig für die betreffende Krankheit sind. Dieses gilt natürlich nur für genetisch einheitliches Material, sowohl des Pilzes als des Wirtes; sobald heterozygotes Material der

Wirtspflanze vorliegt, wird sich häufig Abspaltung von anfälligem Material gemäß den Gesetzen der Vererbung ergeben.

Infolgedessen wird man sowohl mit künstlichen Infektionen in Gewächshäusern als auch mit

künstlichen Infektionen im Feldbestand arbeiten müssen. Beide Methoden müssen sich ergänzen. Immer aber werden beide Methoden zur Voraussetzung haben, daß die Biologie des Krankheitserregers in allen Einzelheiten bekannt ist. Denn nur auf Grund dieser Kenntnis können Methoden der künstlichen Infektion entwickelt werden, die richtige Ergebnisse bringen. Für die Ustilago-Arten verdanken wir die Unterlagen Brefeld u. v. Tubeuf, für Tilletia Julius Kühn, für andere Krankheiten mußten diese Unterlagen erst geschaffen werden, z. B. für Phytophthora durch K. O. Müller, für die Puccinia-Arten durch Stakman und seine Schüler.

In unseren Arbeiten wurde die Technik der künstlichen Infektion besonders für zwei Krankheiten ausgear-



Fig. 1. Kühlschrank von Brown-Boveri als Aufbewahrungsraum für Uredosporen von Puccinia bei $\pm 0^{\circ}\text{C}$ und 38 % relativer Luftfeuchtigkeit.



Fig. 2. Sporen auf Blättern in Einzelgefäß mit H_2SO_4 zwecks Einhaltung von 38 % Luftfeuchtigkeit.

beitet: für *Puccinia glumarum* durch Rudolf (26) und Hanna Becker (3) und für Flugbrand bei Weizen und Gerste durch verschiedene Mitarbeiter. *Puccinia glumarum* macht besondere Schwierigkeiten einmal wegen der Empfindlichkeit der Uredosporen, die sehr rasch ihre Keimfähigkeit verlieren und zum anderen durch die Empfindlichkeit des in der Wirtspflanze wachsenden Mycels gegen hohe und niedere Temperaturen. Die Bedingungen für die Erhaltung der Keimfähigkeit der Uredosporen von *Puccinia glumarum* wurden durch Hanna Becker (3) erkannt; die Sporen bleiben bis zu 5—6 Monaten (vereinzelt selbst bis 12 Monate) keimfähig und infektionstüchtig, wenn sie bei 38% relativer Luftfeuchtigkeit und $\pm 0^{\circ}\text{C}$ mit geringen Schwankungen aufbewahrt werden (Fig. 1 u. 2).

Diese Erkenntnisse erleichterten, ja ermöglichten erst die Arbeit mit diesem Pilz, insofern nun jederzeit während des ganzen Jahres



Fig. 3. Gewächshausanlagen des Instituts für Pflanzenbau der Universität Halle. Im Vordergrund: Gewächshaus mit Kühlmaschine zur Erzeugung und Erhaltung von Frosttemperaturen; dann zwei Häuser je 10×6 m für *Puccinia triticina*, Erysiphe, Ustilago; im Hintergrund zwei Häuser je 10×6 m für *Puccinia glumarum*.

keimfähiges Sporenmaterial für künstliche Infektionen zu Verfügung steht und — was ebenso wichtig ist — isolierte Rassen nicht mehr auf wachsenden Weizenpflanzen erhalten werden müssen, sondern auf mehrere Monate eingelagert werden können, sofern sie rechtzeitig wieder auf eine anfällige Sorte übergeimpft werden, um gegebenenfalls dann wieder in dem Kälteschrank weiterhin konserviert zu werden.

Durch die Arbeiten von Rudolf (26) wurden die Temperaturgrenzen für das Wachstum des Mycels in den Weizenpflanzen erkannt. Die Art *Puccinia glumarum* ist unter den Pucciniaceen die empfindlichste gegenüber Temperaturschwankungen und daher in der künstlichen Infektion besonders schwierig zu behandeln. Ist die Temperatur auch nur einige Stunden über 25°C gestiegen, so bleibt die Bildung von Uredolagern aus. Sichere Infektionen sind nur bei Temperaturen unter

20° C zu erzielen. Infolgedessen können künstliche Infektionen und Prüfungen von Weizenkreuzungen auf ihr Verhalten gegen diesen Pilz nur in Glashäusern, deren Temperaturen gut eingehalten werden können, durchgeführt werden, ein Erfordernis, das aus geldlichen Gründen nicht leicht zu erfüllen ist (Fig. 3). In den heißesten Monaten müssen die Arbeiten in Glashäusern wegen der Schwierigkeit, die Temperatur fortlaufend unter 20° C zu halten, unterbrochen werden. Gleiches gilt aber auch für die Wintermonate, in denen zwar die Temperatur gut geregelt werden kann, aber infolge Lichtmangels *Puccinia glumarum* schlecht gedeiht (Fig. 4 u. 5).



Fig. 4. Inneres des Hauses für *Puccinia glumarum* mit Isolierkammern zur Getrennthaltung der Biotypen.

Der Flugbrand des Weizens und der Gerste muß in die Blüte infiziert werden. Bei warmem Wetter läuft die Blüte rasch ab. Sollen umfangreiche Sortimente infiziert werden, so müssen in den wenigen Tagen, die zur Verfügung stehen, und da je Sorte 150—300 Blüten infiziert werden müssen, zahlreiche sachkundige Hilfskräfte zur Verfügung stehen. Außerdem muß aber die Technik der Infektionen so gefördert werden, daß der Gang der Arbeiten flott vor sich geht. Zu diesem Zweck haben Nicolaisen-Pech eine besondere Apparatur geschaffen, die den zu stellenden Anforderungen zwar entspricht, hoffentlich weiter verbessert werden kann. Ein Mangel besteht nämlich noch darin, daß die Menge des Infektionsmaterials nicht dosiert werden kann und meist viel zu viel Sporen zur Keimung und Infektion gelangen. Die Folge ist, daß die infizierten Pflanzen durch den Pilz so stark geschwächt

sind, daß sie den Witterungsunbilden nicht standhalten, sondern vorzeitig zugrunde gehen. So hatte Zeiner (30) selbst bei Sommergersten 43% Verluste beim Anbau von infiziertem Material; bei Wintergerste sind die Verluste noch höher. Bei künstlicher Infektion gelangen wohl immer viel mehr Sporen zur Keimung und entsenden ihr Myzel in die Wirtspflanze als bei natürlichen Infektionen; der Angriff des Pilzes auf die Wirtspflanze ist daher ungleich viel schärfer. Infolgedessen ist nicht nur der Prozentsatz von erkrankten Pflanzen nach künstlicher Infektion weit höher als nach natürlicher Infektion (dieser Umstand ist nicht schädlich, sondern erwünscht); aber hinderlich ist die

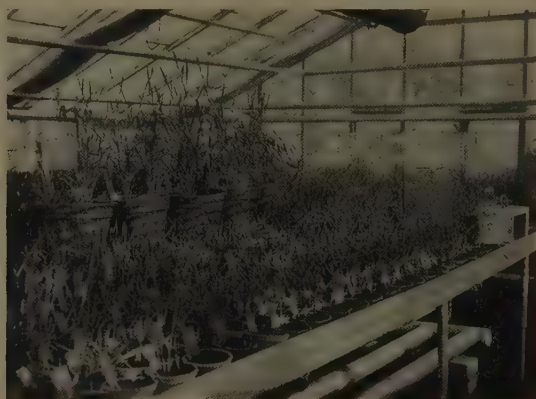


Fig. 5. Dasselbe. Serieninfektionen mit *Puccinia glumarum*.

andere Folgeerscheinung, nämlich der große Verlust an Pflanzen während des Winters. Naturgemäß wirkt sich diese übernormale Schwächung der Wirtspflanze und die hierdurch verringerte Widerstandsfähigkeit gegen Witterungseinflüsse bei Wintergetreide viel stärker aus als bei Sommergetreide. Somit sind die Infektionsarbeiten bei Winterweizen und Wintergerste schwieriger als bei Sommerweizen und Sommergerste; mit anderen Worten, die Erfolge bei Sommergetreide werden rascher zu erzielen sein als bei Wintergetreide. In der Tat beziehen sich unsere Erfolge vorerst auf Sommergetreide. Von infiziertem Winterweizen- oder Wintergerstenmaterial gehen häufig 75% und mehr der Pflanzen über Winter verloren, jedoch in dem kalten Winter 1928/29 sämtliches infizierte Zuchtmaterial. Dieser Umstand hat mit der genetisch bedingten Winterfestigkeit der geprüften Sorten gar nichts zu tun.

Die Tatsache, daß immune Sorten von Sommergetreide in kürzerer Zeit zu züchten sind als immune Sorten von Wintergetreide, wird, abgesehen von den geschilderten Umständen, noch dadurch bestimmt, daß bei Wintergetreide die Eigenschaft „Winterfestigkeit“ mit den übrigen Eigenschaften kombiniert werden muß, dieses bei Sommergetreide aber nicht nötig ist. Die Aufgabe ist somit bei Wintergetreide nicht unwesentlich komplizierter. Auf dem schwierigen Gebiet der Immunitätszüchtung wird man zweckmäßigerweise schrittweise vorgehen und zunächst immune Sommergetreiderassen schaffen, um dann die schwierigere Aufgabe für Wintergetreide zu lösen.

Man wird zur Überwindung der aufgezeigten Schwierigkeiten folgende Maßnahmen anwenden: 1. schwächere Dosierung bei künstlicher Infektion, damit der Pilz in der Symbiose nicht eine zu große Übermacht erhält. Diese theoretisch einfache Maßnahme stößt praktisch auf Schwierigkeiten, die bei *Tilletia* am ehesten, bei *Ustilago* und *Helminthosporium* vorerst nicht zu überwinden sind. 2. Die Schwierigkeiten sind sofort behoben, wenn „Wechselgetreide“ benutzt werden, das sind Getreideformen, die sowohl durch Herbstaussaat als auch durch Frühljarsaussaat genutzt werden können, sogenannter Wechselweizen bzw. Wechselgerste. Solche Formen sind vorhanden in dem alten „galizischen Wechselweizen“, in der neuen Weizensorte Peragis, in den neuen Wintergerstensorten: Kalkreuther Universal und Mahndorfer Viktoria. Bei diesen Sorten können die Aussaaten von infiziertem Material im Frühjahr vorgenommen werden, also der Ausfrierungsgefahr entzogen und trotzdem die Ergebnisse der Immunitätszüchtung als Wintergetreide feldmäßig angebaut werden. 3. Die gekennzeichneten Schwierigkeiten können noch dadurch umgangen werden, daß das infizierte Material zwar im Herbst ausgesät, aber die jungen Pflanzen den Witterungsunbilden des Winters nicht ausgesetzt, also nicht feldmäßig angebaut werden, sondern in Kaltbeeten oder in Tonschalen angezogen, vor tieferen Temperaturen durch Strohecken geschützt und im Frühjahr ins Freiland umgepflanzt werden. In der Tat wird auf diesem Wege der Verlust während der Vegetationszeit wesentlich herabgesetzt, sofern die Zeit der Aussaat einigermaßen die erforderlichen Niederschläge bringt, so daß keine wesentlichen Verluste durch Vertrocknen oder durch Fritfliege zustande kommen, die gelegentlich den ganzen Vorteil wieder aufheben können [Roemer-Bartholly (24)].

Jedenfalls muß alles daran gesetzt und versucht werden, um von dem infizierten Kornmaterial möglichst viele Pflanzen zu erhalten, an denen das Auftreten der Krankheit erkenntlich ist, um zu verhindern,

daß zwar umfangreiches Material ausgesät, aber wegen großer Verluste während der Vegetationszeit nur eine kleine wissenschaftliche Ausbeute erzielt wird.

Für manche Krankheiten sind die Methoden der künstlichen Infektion noch nicht zufriedenstellend ausgebaut. Dies gilt besonders für *Helminthosporium gramineum*, die Streifenkrankheit der Gerste. Trotz vielerlei Versuchen [Isenbeck (12), Genau (6)] bleiben die Züchtungsarbeiten von Gerstensorten, die gegen Streifenkrankheit widerstandsfähig sind, zurück, da die Ergebnisse der künstlichen Infektion noch zu sehr schwanken.

Ferner ist besonders zu beachten und zu betonen, daß der Umfang des Erntematerials den Wert der Arbeit bestimmt. Werden nur wenige Pflanzen geerntet, so ist das Ergebnis unsicher. Die Zahl der Pflanzen, welche zur sicheren Beurteilung der Anfälligkeit bzw. Widerstandsfähigkeit notwendig ist, ist bei den einzelnen Krankheiten und Infektionsmethoden verschieden. Bei den *Puccinia*-Arten können wir schon aus dem Verhalten von 20 Pflanzen richtige Schlüsse ziehen, bei *Tilletia* sind dagegen 150 Pflanzen als Minimum erforderlich, bei *Ustilago nuda tritici* und *Ustilago nuda hordei* sind 100 Pflanzen je Sorte oder Zuchtnummer nötig, bei *Ustilago avenae* genügen heute nach unserer Meinung 50 Pflanzen, weil die Infektionsmethode sehr sicher ist und die Umweltfaktoren wenig Einfluß auf den Befall der infizierten Pflanzen haben. Sind die Methoden der künstlichen Infektionen völlig wirksam und erfolgt der Anbau des infizierten Pflanzenmaterials so, daß das Auftreten der Krankheitserscheinung gefördert wird, so genügt es nach unseren Erfahrungen, zwei Jahre hintereinander zu infizieren. Geben zweijährige Prüfungen (allerdings stets mit künstlichen, nicht mit natürlichen Infektionen) keinen Befall, so kann der Züchter mit weitgehender Sicherheit auf Widerstandsfähigkeit des betreffenden Zuchtmaterials rechnen, sofern der Umfang des geprüften Materials genügend war.

Eine zweite Voraussetzung für die Immunitätszüchtung ist das Vorhandensein von genetisch bedingten Unterschieden bezüglich des Verhaltens der Wirtspflanze gegen den Krankheitserreger. Sofern eine Widerstandsfähigkeit der Wirtspflanze durch Düngung oder andere jährlich zu wiederholende Maßnahmen bedingt ist, handelt es sich um Modifikationen, die alljährlich von neuem durch bestimmte Maßnahmen des Anbauers erzeugt werden müssen. Der Sinn der Immunitätszüchtung ist aber, genetisch bedingte Resistenz zu

schaffen, also erblich begründete Immunität, einmalig mit den übrigen wertvollen Eigenschaften zu kombinieren und dadurch ohne weitere alljährliche Maßnahmen der Nutzpflanze Schutz gegen Schädigung durch den betreffenden Krankheitserreger zu geben. Dieses wird am leichtesten bei vegetativ zu vermehrenden Pflanzen wie Kartoffeln, Zuckerrohr, Obst oder Wein zu erreichen sein, schwieriger bei Pflanzen, die sich durch Selbstbefruchtung fortpflanzen, und noch schwieriger bei typischen Fremdbefruchtern wie Roggen, Holzgewächsen, Beta-Arten. So ist z. B. leicht erreicht worden, eine große Anzahl von Kartoffelsorten zu schaffen, die immun gegen Kartoffelkrebs sind, bei Obst und Wein sind die wissenschaftlichen Arbeiten auf diesem Gebiete noch zu jung, um schon von Ergebnissen sprechen zu können. Während bei absoluten Fremdbefruchtern noch keine praktisch nutzbaren Ergebnisse der Immunitätszüchtung vorliegen, sind solche bei den Selbstbefruchtern vorhanden, wie dies in erster Linie die amerikanischen Arbeiten bei Weizen oder dem fakultativ selbstbefruchtenden Mais zeigen.

Die Züchtung kann nicht im wahrsten Sinne des Wortes „immune Sorten schaffen“, vielmehr kann sie nur von einer immunen Varietät ausgehen, um die Resistenz dieser in die Sorten, welche im Anbau gebraucht werden, durch Kreuzung zu übertragen. Wenn von einer Kulturpflanze gar keine Varietät bekannt ist, die gegen eine bestimmte Krankheit widerstandsfähig ist, fehlt der Ausgangspunkt für die Immunitätszüchtung. So suchten wir z. B. vergeblich nach einer Tomatenvarietät, welche widerstandsfähig gegen den Tomatenkrebs (*Didymella lycopersici*) ist, und nach einer Erbsenvarietät, die gegen Rost widerstandsfähig ist. Solange sie nicht gefunden ist, können kaum neue Sorten der Tomate geschaffen werden, die Kulturwert, Leistung und Widerstandsfähigkeit vereinigen. So konnte die Züchtung von Phytophthoraresistenten Kartoffelsorten erst in Angriff genommen werden, nachdem neue Arten von *Solanum* (*andigenum*, *demissum*) aus der Urheimat der Kartoffel hereingebracht wurden.

Der Anfang jeder Immunitätszüchtung liegt also in dem Suchen nach widerstandsfähigen Formkreisen. Solche werden meistens nicht in kleinen Sortimenten gefunden, sondern nur bei der Durcharbeitung von sehr umfangreichen Sortimenten, die nicht nur aus verschiedenen Anbauzonen, sondern auch aus den Heimatgebieten, aus den Genzentren der betreffenden Kulturpflanze herangeholt werden müssen. In dieser Hinsicht sind die Arbeiten über die Heimatgebiete der Kulturpflanzen, welche Vavilov in den letzten 15 Jahren geleistet hat, für die Züchter von grundlegender Bedeutung. Auf Grund dieser Arbeiten ist uns

heute bekannt, wo wir die größte Mannigfaltigkeit an Urformen der einzelnen Kulturpflanzen zu suchen haben.

Bisher sind in unseren Arbeiten vornehmlich Sortimente von Kultursorten auf ihr Verhalten gegen die verschiedenen Krankheiten und auch zum Teil in ihrem Verhalten gegenüber den einzelnen physiologischen Rassen des Krankheitserregers geprüft worden. Es wurden im Laufe der 14 Jahre geprüft:

Auf ihr Verhalten gegen:	Anzahl der Sorten	Kultur- pflanze	Bearbeiter
<i>Tilletia tritici</i>	88	Weizen	Gieseke (7), Knorr (14)
<i>Ustilago nuda tritici</i> . .	37	Weizen	Tiemann (29), Pieken- brock (20), Grevel (8)
„ „ <i>hordei</i> . .	306	Gerste	Seiffert (28), Zeiner (30), Nahmacher (16)
„ „ <i>avenae</i> . .	123	Hafer	Moldenhauer (15), v. Rosen- stiel (25), Nicolaisen (18)
<i>Helminthosporium grami- neum</i>	277	Gerste	Isenbeck (12), Genau (6)
<i>Puccinia glumarum</i> . . .	1300	Weizen	Rudorf (26), Allison (1), Isenbeck (2)
„ <i>triticea</i>	619	Weizen	Calniceanu (4)
<i>Colletotrichum lindem.</i> . .	57	Bohnen	Schreiber (27)

Es befinden sich darunter Kultursorten aus den verschiedensten Ländern. So konnte z. B. aus dem ganzen nordeuropäischen Weizensortiment keine Vulgare-Sorte gefunden werden, die widerstandsfähig gegen die wichtigsten Rassen von *Puccinia triticea* war. Erst nach Prüfung italienischer Sorten wurden zwei Sorten: Ardito und Varonne (Calniceanu) gefunden. Die ursprünglich von Vavilov aufgestellte Ansicht, daß die Immunität gegen einzelne Krankheiten an die Art gebunden sei, konnte nicht bestätigt werden. Vielmehr erwies sich, was inzwischen Vavilov auch fand, daß innerhalb jeder Art sehr anfällige, widerstandsfähige und immune Sorten gefunden werden können, wenn nur genügend viele Sorten aus jeder Art untersucht werden. So fanden v. Rosenstiel (25) und Nicolaisen (18, 19) innerhalb aller verschiedenen *Avena*-Arten Sorten, die gegen *Ustilago avenae* widerstandsfähig und solche, die anfällig waren. Die Immunität erwies sich in unseren Arbeiten nicht Art-typisch, sondern Sorten-typisch. Dieses ist eine sehr wichtige Grundlage. Wäre die Immunität Art-typisch, so müßte zur Schaffung immuner Sorten Art-Kreuzung durchgeführt werden, die stets größere Schwierig-

keiten bietet als Sorten-Kreuzung. Folgerichtig haben sich die Arbeiten des Instituts stets auf Kreuzung von Sorten ein und derselben Art bezogen und nicht auf Art-Kreuzung. Diese Arbeitsrichtung wird nicht immer und stets beibehalten werden können, sicherlich kommen auch wir später zu Art-Kreuzungen, wenn neue Probleme angeschnitten werden, z. B. Resistenz gegen Erysiphe graminis, weil innerhalb der Vulgare- und Spelta-Weizen bisher trotz vielen Suchens keine widerstandsfähigen Formen gefunden werden konnten, solche aber in *Triticum persicum* und *durum* vorhanden sind.

Es genügt nicht, wie zuerst geglaubt wurde, einfach die im Anbau befindlichen Sorten aus Japan, China, Italien, Persien oder anderen alten Kulturgebieten auf ihr Verhalten gegenüber den verschiedenen Krankheitserregern durch künstliche Infektion mit verschiedenen physiologischen Rassen des Krankheitserregers zu prüfen. Darüber hinaus wird man ursprünglicheres Material aus den Genzentren der verschiedenen Kulturpflanzen herbeischaffen müssen. Es ist zu erwarten, daß bestimmte Genkomplexe der wilden Formen nicht in den Formenkreis der Kulturpflanzen übergegangen sind. Gerade diese aufzufinden, wird von großer durchschlagender Bedeutung sein. Praktisch stößt dieser Gedanke auf Schwierigkeiten, da er nur verfolgt werden kann durch Studienreisen von ein oder mehreren pflanzenzüchterisch und phytopathologisch bestens vorgebildeten und schon erfahrenen Spezialisten. Solche Durchforschung des Ursprungsmaterials verspricht sicherlich noch wertvolle Erkenntnisse und Auffindung von immunen Varietäten der verschiedenen Kulturpflanzen. Man muß sich nur im klaren sein, daß diese Arbeit nicht einfach und kurzfristig ist, und andererseits muß man verhüten, neue Krankheitserreger oder neue Biotypen vorhandener Krankheitserreger aus dem Ursprungsgebiet einzuschleppen. Die Richtigkeit dieser Arbeitshypothese kann man an Hand der Kartoffel erweisen. Unter den europäischen Kultursorten waren und sind keine vorhanden, die gegen *Phytophthora* nach künstlicher Infektion immun sind. Erst dadurch, daß aus der Urheimat der Kartoffel andere Arten und Formen herangeholt worden sind, konnten in den Züchtungslaboratorien der Biologischen Reichsanstalt durch K. O. Müller durch Einkreuzung in deutsche Kartoffelsorten neue immune Kultursorten geschaffen werden. Gewiß wird man diesen Weg nur einschlagen, wenn die Prüfung von möglichst vielen Kultursorten keine immune Varietät lieferte. Die Kreuzung von zwei Kultursorten einer Art, von denen die eine anfällig, die andere immun ist, wird stets schneller wertvolle immune Neukombinationen liefern als die Verwendung einer Wildform als Kreuzungselter.

Verhalten des Testsortiments gegenüber den

0 = immun; alle 20 Pflanzen gesund,

— = widerstandsfähig; keine Pflanze vernichtet, einige etwas fleckig,

± = leicht befallen; 1—4 Pflanzen abgestorben, die übrigen fleckig,

Bohnsensorten	Colletotrichum-										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Grünhülsige mit Fäden:											
1. Anthracnose Resistant Dry Shell 22	0	0	0	—	—	0	—	—	0	0	0
2. Braune Brech	++	—	+	++	++	±	+	++	++	++	0
3. Früheste Unerschöpfliche	±	++	+	+	+	±	++	++	+	++	++
4. Früheste Weiße langhülsige Treib...	±	+	++	++	++	0	++	++	—	++	++
5. Hamburger Glas-Nieren	+	±	+	+	+	—	++	++	0	++	++
6. Hinrichs Riesen bunte	±	+	+	+	+	+	++	±	++	++	++
7. Hinrichs Riesen weißbründige	±	—	±	++	++	—	++	++	++	++	++
8. Hundert für Eine	±	+	±	++	±	+	++	++	—	++	++
9. Ilsenburger weiße	+	++	++	++	++	+	+	+	0	±	0
10. Kaiser Wilhelm	++	+	+	++	+	0	++	++	±	++	++
11. Kaiser Wilhelm Riesen	++	±	—	+	0	+	++	++	±	++	++
12. Krummschnabel	±	++	+	++	++	++	+	+	+	0	±
13. Langhülsige Neger	++	++	+	++	++	++	++	+	0	++	++
14. Non plus ultra	+	++	++	++	++	++	+	±	0	++	±
15. Saxa mit Fäden	0	+	±	++	++	++	++	0	++	++	++
16. Schlachtschwert	+	+	±	±	±	0	++	±	+	++	++
17. Schwert Hamburger Markt	±	±	±	+	+	—	++	++	—	++	++
18. Schwert Nordstern	+	±	—	++	—	+	++	++	+	++	++
19. White Dutch Case Knife	+	0	0	+	±	—	++	++	—	++	++
20. Zucker Butter Brech, dopp. holl. Prinzeß m. F.	±	+	±	±	±	++	++	+	±	++	++
Grünhülsige ohne Fäden:											
21. Genfer Markt	+	++	+	++	++	±	++	++	0	++	++
22. Low's Champion Bush	—	++	±	+	+	—	+	±	0	0	0
23. Saxa ohne Fäden	+	++	±	±	++	++	+	0	++	++	++
24. Triumph	±	+	+	++	++	0	—	++	—	++	±
25. Zucker Butter dopp. holl. Prinzeß o. F.	±	0	±	0	0	+	++	++	0	++	++
26. Zucker Perl Volgers	±	0	0	—	0	++	±	0	++	++	++
27. Zucker Perl Perfektion o. F. o. R.	+	0	0	0	—	0	++	+	0	++	++
Gelbhülsige mit Fäden:											
28. Wachs Allererste	±	++	±	±	±	++	++	+	—	++	++
29. Wachs Hinrichs Riesen mit weißem Korn	+	+	—	±	—	0	++	±	—	++	++
Gelbhülsige ohne Fäden:											
30. Wachs Zucker Perl = Wachs Pro- tekta	+	++	0	++	±	++	0	+	±	0	0

Es ist noch an einen anderen Weg zu denken, nämlich die Verwendung einer Kultursorte einer anderen Art; wird z. B. bei Weizen innerhalb *Triticum vulgare* keine immune Varietät gefunden, so wird es richtiger sein, die Arten *Triticum durum*, *persicum* und *turgidum* nach immunen Sorten abzusuchen, ehe auf völlig unkultiviertes Material zurückgegriffen wird. Findet man unter den

34 geprüften Rassen von *Colletotrichum Lindemuthianum*.

+ = schwer befallen; 5–9 Pflanzen abgestorben, stark fleckig,

++ = vollkommen vernichtet; 10–20 Pflanzen abgestorben,

Stengel schwarz.

Rasse Nr.																																		
12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34												
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
0	+	±	0	±	++	++	++	—	++	++	++	++	++	++	++	++	++	0	++	++	±	+	+	0	++	++	±	++	++	±	++	++		
++	++	+	+	±	±	±	±	0	±	0	0	±	±	±	0	++	++	0	±	+	+	0	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	
++	++	±	++	±	++	++	++	++	++	++	0	+	++	++	++	±	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	
±	0	+	±	±	++	++	++	++	++	++	±	±	—	++	++	±	++	—	++	++	—	++	—	+	++	++	++	++	++	++	++	++	++	
0	±	++	++	++	±	—	+	±	±	++	++	++	++	++	0	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	
±	0	++	+	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	+	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	
++	++	±	+	++	++	0	—	+	+	++	++	++	++	++	0	—	0	±	+	±	+	±	+	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	
++	++	+	±	±	—	0	—	—	0	+	+	+	±	+	±	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
±	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	
++	++	+	+	+	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	
++	±	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	
++	++	—	±	+	—	±	+	+	—	0	+	±	—	—	+	—	+	—	+	±	++	0	+	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
++	++	+	±	±	±	0	0	±	±	+	±	+	++	+	0	—	±	±	+	±	++	—	±	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
++	++	0	±	+	+	++	—	++	±	—	0	+	—	0	++	++	±	0	++	++	±	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	
±	+	++	++	++	±	0	0	+	±	++	++	++	++	+	++	—	++	++	++	±	++	+	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	
++	++	+	±	±	++	++	++	++	++	—	—	++	++	++	+	++	—	—	++	++	—	—	++	++	0	++	++	++	++	++	++	++	++	
++	++	++	++	—	±	+	±	+	++	++	±	—	—	±	++	—	0	+	—	++	++	±	0	+	—	++	++	++	++	++	++	++	++	
0	+	++	++	++	++	0	0	0	++	++	++	++	++	++	0	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	+	

Kultursorten von *Avena sativa* keine immunen, wird man zunächst unter den Kulturformen von *Avena byzantina* nach immunen Formen suchen und solche als Kreuzungselter benutzen, da durch die Einkreuzung einer Kultursorte anderer Art weniger schlechte Eigenschaften als durch Kreuzung mit Wildformen hereingenommen werden müssen.

Die genetische Einheitlichkeit der Wirtspflanze genügt jedoch nicht, sondern es muß das Prinzip der genotypischen Reinheit auch für den Krankheitserreger in Anwendung kommen. Es ist das große Verdienst von Stakman und seinen Schülern, die Grundgedanken Johannsens über Populationen und Reine Linien — von diesem nur für die höheren Pflanzen ausgesprochen — auf die niederen Pflanzen und damit auch auf die Krankheitserreger angewandt zu haben. Auch für diese müssen wir von dem Grundgedanken ausgehen, daß die natürliche Auslese niemals einheitliches Material, erblich Gleiches schafft, sondern daß sowohl bei höheren wie bei niederen Pflanzen die natürliche Selektion immer Populationen erzielt. Diese Populationen können morphologisch einheitlich sein, müssen es aber nicht. Aber selbst die morphologisch einheitlichen Formenkreise werden physiologische Unterschiede in sich tragen, werden Populationen von physiologischen Rassen sein. Genetisch einheitliches und damit auch physiologisch einheitliches Material wird stets nur das Ergebnis künstlicher Auslese von Menschenhand sein. Daher findet man auch bei den einzelnen Krankheitserregern erbliche Unterschiede in dem physiologischen Verhalten, ohne morphologische Unterscheidungsmerkmale dieser sogenannten „physiologischen Rassen“ zu haben. Die Auftrennung einer Pilzpopulation in solche Rassen erfolgt auf einem Testsortiment, das in manchen Fällen nur aus wenigen — etwa fünf — Sorten der Kulturpflanze besteht, in anderen Fällen jedoch bis zu 15 Sorten umfaßt. Die Aufstellung solcher Testsortimente erfordert sehr mühsame Vorarbeiten, ist aber unerläßliche Vorbedingung, um die überall vorhandenen physiologischen Rassen eines Pilzes zu trennen und getrennte Rassen zu erhalten, damit die künstlichen Infektionen jederzeit mit genau bekannten reinen Rassen ausgeführt werden können.

Ein relativ einfaches Testsortiment aus acht Sorten nach Johnston benutzten wir für die Erkennung der Rassen von *Puccinia triticina*, dem Braunrost des Weizens (Radulescu [21]).

Standardsorte	Befallstypen der physiologischen Rassen										
	11	13	14	15	16	17	19	20	21	24	54
1. Malakoff C. I. 4898	0	4	0	0	0	4	4	4	4	4	4
2. Carina C. I. 3756	2+	4	2-	0	0	0	4	4	4	3-4	4
3. Brevit C. I. 3778	3-4	2-	4	0-1	0	0	2	4	2	1-2	2-3
4. Webster C. I. 3780	1-2+	4	1	0	0	0	4	4	4	4	4
5. Loros C. I. 3779	3-4	4	4	0-1	0	0	4	4	4	4	4
6. Mediterranean C. I. 3332 ..	1-2	0	0	4	0	0	0	0	4	0-2	4
7. Hussar C. I. 4843	0-2	4	4	0-1	2	4	1	4	4	4	0
8. Democrat C. I. 3384	0-2	4	0	4	0	0	0	0	4	X	4

Damit an den verschiedenen Stationen die einzelnen Autoren einwandfrei die verschiedenen physiologischen Rassen gleichmäßig bezeichnen und eine Verständigung darüber untereinander möglich ist, müssen die einzelnen Bearbeiter stets das gleiche Testsortiment benutzen, vor mechanischer Verunreinigung und vor zufälliger Fremdbestäubung schützen, sowie eine völlig übereinstimmende Bonitierungsskala verwenden. Letztere ist heute einheitlich von 0—4 gestaffelt, wobei 0 = hochwiderstandsfähig, 1 = widerstandsfähig, 2 = mäßig widerstandsfähig, 3 = anfällig und 4 = stark anfällig bedeutet. Die Abstufungen dieser Gliederung werden bei den einzelnen Krankheiten an verschiedenem Krankheitsbild bemessen. Dieses bedarf der besonderen Vereinbarung und der bildlichen Festlegung der Krankheitsstadien.

Viel komplizierter ist das Testsortiment von *Phaseolus vulgaris*, welches Schreiber (27) zur Erfassung von 34 physiologischen Rassen von *Colletotrichum Lindemuthianum* benutzen mußte. Mit Hilfe dieses Testsortimentes gelang es ihm, die bis dahin bekannten 17 Rassen um weitere 17 Rassen zu vermehren und diese 34 Rassen in drei Gruppen A, B und C einzuordnen (s. S. 162/3).

Diese 34 Rassen konnten folgendermaßen in drei Gruppen aufgeteilt werden:

Bohnensorte	Gruppe		
	A	B	C
Wachs Protecta ..	0	++	++
Zucker Butter Hol- länd. Prinzeß ...		0	++
Rassen	3. 7. 10. 11. 12. 18. 19. 20. 27.	2. 4. 5. 9. 14. 17. 21. 22. 23. 24. 26. 28. 29. 30. 32. 33. 34.	1. 6. 8. 13. 15. 16. 25. 31.

Die Erkenntnis von dem Bestehen physiologischer Rassen bei den Krankheitserregern ist die Erklärung für die vielen Widersprüche in der älteren Fachliteratur über die Anfälligkeit bzw. Widerstandsfähigkeit einzelner Kultursorten. Die Zahl der Rassen, welche innerhalb eines Krankheitserregers gefunden werden, ist sehr verschieden: es sind bis heute erkannt innerhalb

<i>Puccinia triticina</i>	54
„ <i>graminis tritici</i>	150 etwa
„ <i>glumarum</i>	14
<i>Tilletia tritici</i>	8 etwa
<i>Helminthosporium gramineum</i>	4

<i>Ustilago tritici</i>	5
„ <i>avenae</i>	20 etwa
<i>Colletotrichum</i>	34

Dies sind Zahlen, die sich in Zukunft sicherlich erhöhen werden. Die Tatsache, daß bis heute bei einigen wenigen Pilzen physiologische Rassen trotz fleißigen Suchens nicht gefunden worden sind, z. B. bei *Synchytrium endobioticum*, darf nicht als Beweis gegen die Allgemeingültigkeit der Existenz von Biotypen bei allen Pilzen dienen. Sie ist nur begründet entweder in der Technik der Infektions- und Kulturmethode oder in dem Sortiment der Wirtspflanze, das benutzt worden ist.

Die künstlichen Infektionen werden mit reinen Biotypen des Pilzes gemacht, wenn es sich um das Studium der Vererbung, der Aufspaltungsverhältnisse und anderer wissenschaftlicher Fragen handelt. Hierzu müssen die einzelnen Rassen stets rein weiter gezogen werden und am Leben erhalten bleiben. Solches ist bei den Brandarten weit leichter als bei den *Puccinia*-Arten, deren Sporen die Keimfähigkeit rasch verlieren. Im Gegensatz hierzu wird das Züchtungsmaterial, das praktischer Zielsetzung dient, nicht mit reinen Biotypen, sondern mit Gemischen der physiologischen Rassen infiziert, also mit künstlich zusammengesetzten Pilzpopulationen. Der Züchter weiß dann genau, daß das Zuchtmaterial auch wirklich mit allen Rassen infiziert wurde, welche für das Anbaubiet in Betracht kommen. Werden diese Pilzpopulationen für die künstliche Infektion nicht zweckmäßig zusammengestellt, so gibt sich der Züchter einer Täuschung über die Widerstandsfähigkeit seines Zuchtmaterials hin und wird bei Verbreitung eines Zuchtproduktes in dem Großanbau Überraschungen erleben, wie sie S. 167 für den Peragis-Sommerweizen geschildert werden.

Das Vorhandensein von Biotypen jeden Krankheitserregers erschwert die Immunitätszüchtung um so mehr, je größer ihre Zahl ist, die zur Zeit existiert und je größer auf Grund der Geschlechtsvorgänge oder der Mutationsneigung der Art die Wahrscheinlichkeit für die Bildung neuer Biotypen ist. Sind zahlreiche physiologische Rassen erkennbar, so muß stets damit gerechnet werden, daß aggressivere Formen als jene, mit denen der Züchter zur Zeit arbeitet, noch vorhanden sind und später erkannt werden.

Die zur Zeit vorhandenen Biotypen des Pilzes bilden eine Population, deren genetische Zusammensetzung sich aber dauernd verändert, nicht nur auf Grund der Vererbungsverhältnisse beim Pilz, sondern auch auf Grund der Anbaufläche der einzelnen Sorten. Ein praktisches Beispiel möge dieses erläutern. Eine Weizensorte,

die von 1911—1923 eine große Verbreitung in Deutschland besaß, war Svalöfs Panzerweizen. Dieser wurde 1910 eingeführt, zunächst in kleiner Fläche gebaut, ab 1915 sehr stark verbreitet. In all diesen Jahren war dieser Weizen als eine Sorte bekannt, die sehr wenig von *Puccinia glumarum* befallen wurde. Im Jahre 1923 war bei allen Sachverständigen die Überraschung sehr groß, als Panzerweizen plötzlich sehr stark von *Puccinia glumarum* befallen wurde. Die Erklärung liegt darin, daß die Rasse von *Puccinia glumarum*, welche auf Panzerweizen gedeiht, vorher entweder gar nicht oder nur in wenigen Prozentanteilen in der *Puccinia glumarum*-Population vorhanden war. Durch Ausdehnung des Anbaus, Vermehrung der Anbaufläche des Panzerweizens wurde aber dieser Rasse von Jahr zu Jahr mehr Gelegenheit zur Vermehrung gegeben, so daß ihr Anteil in der Gesamtpopulation von *Puccinia glumarum* von Jahr zu Jahr stieg, so daß die Witterung des Jahres 1923 eine plötzliche Epidemie dieser physiologischen Rasse auf Panzerweizen hervorrief. Mit dem Rückgang der Anbaufläche dieser Sorte wird dem vorher stark vermehrten Biotyp die Existenzmöglichkeit geschmälert, mit dem Verschwinden dieser Sorte vielleicht sogar ganz genommen. Er nimmt nun von Jahr zu Jahr wieder einen sinkenden Anteil an der *Puccinia glumarum*-Population ein. Ein anderes Beispiel: ein Sommerweizen, der in den letzten 10 Jahren an Verbreitung stark zugenommen hat, ist der Peragis-Sommerweizen. Ehe er zum Großanbau gelangte, war eine physiologische Rasse von *Ustilago tritici* vorhanden, die auf der Sorte „Grüne Dame“ wuchs. Diese Sorte hatte eine sehr geringe Anbaufläche, daher war diese Rasse von *Ustilago* sehr wenig verbreitet, kaum zu finden. Bei der Ausdehnung des Peragis erwies sich, daß diese *Ustilago*-Rasse auch auf dieser Weizensorte gedieh und nun von Jahr zu Jahr mit der Vermehrung der Anbaufläche von Peragis an Verbreitung zunahm, also einen steigenden Anteil in der *Ustilago tritici*-Population, welche in der Luft schwebte, einnahm, dadurch die Gefahr der natürlichen Infektion für Peragis stieg, so daß dieser zunächst völlig flugbrandfreie Sommerweizen in steigendem Maße Flugbrand in allen Teilen Deutschlands zeigte. Der Besatz mit Flugbrand blieb zwar bei dieser Sorte ein praktisch bedeutungsloser Schönheitsfehler und immer weit geringer als bei den Sorten vom Bordeaux-Typ, welche bis dahin das Hauptkontingent des Sommerweizenbaus stellten.

Aus diesen Überlegungen heraus ist wiederholt der Auffassung Ausdruck gegeben worden, daß die Immunitätszüchtung keine durchschlagenden Erfolge bringen könne, weil immune Sorten durch das Auftreten vorher nicht vorhandener Rassen anfällig würden und damit

ihren speziellen Wert verlieren. Rein wissenschaftlich gesehen ist dieses richtig, landwirtschaftlich-praktisch gesehen jedoch ist zu sagen: vielfach, nicht immer, ist der Befall von Sorten, die bisher immun waren, durch eine neue Rasse zwar sichtbar, aber von so geringem Ausmaß, daß eine wirtschaftliche Schädigung nicht eintritt. Dieses ist z. B. in dem oben erwähnten Beispiel des Peragisweizen der Fall. Dieser ist nicht mehr „immun“ gegen die neue Rasse, aber der Befall durch diesen Biotyp beträgt nur 0,3—0,5%, der nur als Schönheitsfehler zu betrachten ist. In anderen Fällen treten aber neue Biotypen des Krankheitserregers auf, welche die bisher widerstandsfähigen Sorten wirklich sehr stark befallen (siehe oben das Beispiel Panzerweizen). Damit fällt der bisherige Wert der Sorte fort. Aber es ist doch zu betonen, daß die betreffenden Sorten eben bis zu dem Auftreten des neuen Biotypus einen wirtschaftlichen Wert gehabt haben. So hat uns der Panzerweizen über die großen gefährlichen Gelbrostjahre 1916 und 1917 weggebracht. Diese Sorte hat 15 Jahre ihre Dienste getan, und nun müssen neue Sorten an ihre Stelle treten, die auch gegen den Biotyp, der Panzerweizen befällt, widerstandsfähig sind. Wir können z. B. nicht die Züchtung und den Anbau Synchytrium-immuner Sorten aufgeben, weil die theoretische Möglichkeit besteht, daß Biotypen dieses Pilzes entstehen, welche diese Sorten befallen und damit ebenfalls praktisch entwerten.

Die Schwierigkeit auf diesem Gebiet liegt darin, daß die Entstehung und das Auftreten neuer Biotypen nicht vorausgesehen werden und infolgedessen die Züchtung gegen die neuen Biotypen nicht vorausschauend aufgenommen werden kann, sondern erst begonnen wird, wenn der wirtschaftliche Schaden schon eintritt. Von diesem Zeitpunkt ab vergehen aber auch bei intensivster Arbeit mehrere Jahre, bis resistente Neukombinationen durch Kreuzung geschaffen sind, auch wenn alle Hilfsmittel benutzt werden, um in 4 Jahren acht Generationen zu ziehen, Hilfsmittel, die uns heute schon in weitgehendem Umfang bekannt sind. So gelingt es uns, in einem Jahr zwei Generationen Erbsen, Sommergerste, Hafer und Sommerweizen, drei, sogar vier Generationen von *Phaseolus vulgaris* mit Hilfe der inzwischen eingerichteten Gewächshäuser und unter künstlicher Zusatzbeleuchtung in den Wintermonaten zu ziehen. Ehe diese Einrichtungen geschaffen waren, konnten wir die Generationenfolge dadurch beschleunigen, daß wir sofort nach der Ernte im Juli und August Samenproben an das Pflanzenbau-Institut der Universität La Plata bei Buenos Aires, welches der frühere Assistent und Privatdozent des Instituts für

Pflanzenbau Halle, Professor Dr. Rudolf, leitet, sandten, die — dort im August-September ausgesät — im Januar-Februar reife Samen lieferten, die zur Frühljahrsaussaat in Halle stets wieder rechtzeitig eintrafen. Auf diese Weise wird das Kreuzungsmaterial, schon innerhalb 4 Kalenderjahren bis zur Homozygotie durchgeführt, schnell konstante Neukombinationen enthalten.

Unter „Methoden“ ist noch ein anderer Gedanke zu behandeln. Das Auftreten der Krankheitsbilder ist wie alle Vorgänge auch den Einflüssen der Umweltfaktoren unterworfen. Um erfolgreich arbeiten zu können, muß daher bekannt sein, welchen Einfluß die äußeren Umweltfaktoren auf das Ausbleiben oder Auftreten des typischen Krankheitsbildes haben.

Dabei ist zu trennen in Beeinflussung des Infektionsvorganges, der bei Saatgutinfektion von dem Keimungsverlauf der Wirtspflanze und dem des Krankheitserregers, bei Blattinfektionen nur von letzterem abhängig ist, und in Beeinflussung der Symbiose zwischen Wirtspflanze und Pilz durch die äußeren Umweltbedingungen. Am wenigsten macht sich dieser Einfluß geltend bei Krankheiten, die durch Blüteninfektion übertragen werden, also Weizen- oder Gerstenflugbrand, weil das Myzel schon im Embryo vorhanden ist. Tiemann (29) fand eine leichte Steigerung des Weizenflugbrandbesatzes bei tieferer Saat und bei späterer Aussaat, falls — wie es normal ist — die Bodentemperaturen höher lagen als bei früher Frühljahrsaat. Wichtiger und manchmal von ausschlaggebendem Einfluß sind die Keimungsbedingungen bei jenen Krankheiten, die an Keimlingsinfektionen (*Tilletia*) oder Blüten-Keimlingsinfektionen (*Ustilago avenae*, *Helminthosporium*) gebunden sind. So konnte Isenbeck (12) zeigen, daß ein und dasselbe Material bei niedriger Temperatur (um 10° C), also nach früher Saat keimend, sehr hohen Befall von Streifenkrankheit ergab, aber nach Keimung bei höheren Temperaturen, also späterer Saat, völlig gesund blieb. In all unseren Infektionsversuchen, die im Felde ausgesät wurden, erhielten wir immer die stärksten Schwankungen in den Ergebnissen bei *Tilletia*, weil hier die Keimungsbedingungen den Wettlauf zwischen Wachstum des Weizenkeimlings und des *Tilletia*-Myzels besonders stark beeinflussen. Caspar (5) hat den Einfluß von Bodenfeuchtigkeit, Bodentemperatur, Saattiefe, Saatstärke, Düngung festgestellt. Aber trotz eingehender Berücksichtigung dieser Erkenntnis mußten wir doch eine besondere Anzuchtmethode für die Arbeiten zur Schaffung von *Tilletia*-widerstandsfähigen Weizensorten entwickeln, wie es in der Arbeit von Roemer-Bartholly (24) dargestellt ist. Diese ist der Methode

von Reed für *Ustilago avenae* nachgebildet und hat den Vorzug, daß sie wesentlich sicherere Ergebnisse erbringt und nun die erblichen Unterschiede in der Resistenz der F_3 - und F_4 - Generationen gegen *Tilletia* schärfer herausgearbeitet werden können.

Der Einfluß der Umweltbedingungen auf den Verlauf der Symbiose von Pilz und Wirt konnte weit weniger gut durchgearbeitet werden. Sicherlich sind die Milieuverhältnisse von Einfluß darauf, ob eine infizierte Pflanze den Pilz zur Fruktifikation kommen läßt, und damit sind sie in der Regel für das Erscheinen des typischen Krankheitsbildes mitverantwortlich. Abnehmende Lichtmenge vermindert die Sporenbildung; solches kommt bei der normalen Entwicklung nicht in Betracht, da das Wachstum der Feldfrüchte in den Wochen und Monaten zunehmenden Lichtes sich abspielt. Jedoch erlangt dieses Beachtung, wenn innerhalb eines Jahres zwei Generationen gezogen werden sollen, also eine Generation in den Monaten abnehmender Tageslängen sich entwickeln soll. Die Entwicklung der Sporen von *Helminthosporium* ist stark abhängig von der Beleuchtung, sie erfordert hellen Sonnenschein. Dagegen ist der Temperaturverlauf während der Vegetation bei dieser Krankheit von geringer Bedeutung. Für die *Puccinia*-Arten ist der Einfluß der Umweltbedingungen nach erfolgter Infektion genauer bekannt als für die Brandarten. Radulescu (21) zeigte die Abhängigkeit der Uredopustel-Bildung bei *Puccinia triticina* von der Temperatur auf. Nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse müssen wir jedoch vermuten, daß sortentypische Unterschiede bezüglich des Einflusses der Temperatur und wohl auch der Lichtmenge auf die Sporenbildung bestehen, d. h. daß diese Zusammenhänge bei den einzelnen Weizensorten nicht gleichmäßig sind. Wenn nur — wie in der Einleitung gesagt wurde — die Pflanzen als nicht widerstandsfähig bezeichnet werden, welche die typische Krankheitserscheinung, vorwiegend also die Sporenbildung des Pilzes zeigen, so muß Standort, Ernährung, Feuchtigkeitsgehalt, Saatzeit u. a. so gestaltet werden, daß die Sporenbildung möglichst begünstigt wird. Diese Vorarbeiten sind unerlässlich. Ohne Kenntnis über den Einfluß der Umweltfaktoren auf Erscheinen oder Nichterscheinen des typischen Krankheitsbildes und ohne eine Anbautechnik, welche diese Erkenntnisse weitgehend benutzt, können nur Zufallserfolge erzielt werden. Insbesondere die Saatzeit und Saattiefe spielen eine erhebliche Rolle, weil durch sie wiederum bedingt ist die Temperatur zur Zeit der Keimung, von dieser aber wiederum Geschwindigkeit der Keimung des Samens und des Wachstums des Pilzmyzels abhängen. Im allgemeinen ist der Befall um so größer, je früher die

Sommerfrüchte gesät werden, während bei Wintergetreide einmal frühe, ein anderes Mal späte Saat höheren Befall bringt. Der Einfluß der Ernährung und der künstlichen Düngung ist zwar erkenntlich, spielt aber gegenüber dem Einfluß der Temperatur sowohl im Keimstadium wie zur Zeit der Jugendentwicklung keine durchschlagende Rolle. Der Einfluß der Ernährung kann wohl als Ursache dafür, daß in einem Bestand oder Jahr eine auffallend geringe Epidemie aufgetreten ist, wirksam werden.

Schließlich ist hier noch die Methode der Züchtung zu nennen. In all unseren Arbeiten zur Schaffung immuner Sorten ist nur die Kreuzungszüchtung benutzt worden. Wohl sind gelegentlich durch v. Tubeuf, Heil, Gaines, Flor durch einfache Selektion aus vorhandenen Populationen, meist Landsorten oder natürlichen Kreuzungspopulationen, widerstandsfähige Sorten isoliert worden. In unseren Arbeiten wurde von vornherein nur die Züchtung durch Neukombination von Eigenschaften, die zuvor auf zwei Elternsorten verteilt waren, also zielbewußte Ausnutzung der Mendelgesetze angestrebt. Die Erfolge bewiesen die Richtigkeit der Zuchtmethod. Wir haben in all den zahlreichen Arbeiten nur einen Fall gefunden, in dem die Immunität anscheinend nicht frei kombinierbar ist. Ob wir uns mit Widerstandsfähigkeit gegen *Tilletia*, die verschiedenen *Ustilago*-Arten, *Puccinia*-Arten, *Helminthosporium* oder *Colletotrichum* beschäftigt haben, immer und immer wieder fanden wir, daß die Immunität oder Resistenz auf mendelnden Erbeinheiten beruht und daß diese frei kombinierbar mit allen anderen Eigenschaften war. Gewiß müssen wir damit rechnen, daß uns in weiteren Jahren und in neuen Problemen entgegentreten wird, daß die Immunität mit den Erbeinheiten bestimmter anderer Eigenschaften gekoppelt ist. Dadurch können in einzelnen Fällen Schwierigkeiten entstehen. Die Kreuzungen sind stets zwischen einer anfälligen, für den deutschen Anbau wertvollen Kultursorte und einer immunen Kultursorte ausgeführt worden. Theoretisch könnten immune Sorten auch dadurch entstehen, daß die Anfälligkeit zweier Kultursorten durch verschiedene Mendelgene bedingt ist und infolgedessen in der F_2 -Generation immune Neukombinationen entstünden, also auf dem Wege der Transgressionszüchtung neue immune Sorten gebildet würden. Diesen Weg, der weniger zielbewußt ist als ersterer, da er auf einem Glückszufall aufbaut, auf den wir keinen Einfluß haben, haben wir bisher nicht beschritten, obwohl wir in dem Verfolg anderer Zuchtziele mehrfach uns der Transgressionszüchtung mit bestem Erfolg bedienten, z. B. bei der Züchtung auf Standfestigkeit, Frühreife, Backfähigkeit oder Winterfestigkeit.

3. Ergebnisse.

Diese Ausführungen weisen uns zu den Ergebnissen; ein Teil ist schon vorweggenommen. Im folgenden sind zuerst die wissenschaftlichen Befunde 1—6 und unter 7 die praktisch wertvollen Züchtungsergebnisse aufgeführt:

1. In allen Fällen fanden wir die Immunität beruhend auf selbständig mendeblenden Erbinheiten. In vielen Fällen konnten wir die Vererbungsweise der Immunität und der Anfälligkeit in genauen Zahlen wiedergeben und zeigen, ob die Anfälligkeit oder die Widerstandsfähigkeit dominant vererbt wird. In einigen Fällen ist es uns auch gelungen, eine vollständige Erbanalyse der Anfälligkeit durchzuführen, weil hier einwandfrei nur eine Erbinheit für die Anfälligkeit und Immunität verantwortlich ist. In anderen Fällen ließen die Spaltungsverhältnisse zwei Faktoren ahnen, aber in anderen Fällen entsteht in der F_2 bzw. F_3 eine völlig kontinuierliche Aufspaltungsreihe, von 0—100% befallen, so daß auf Polymerie geschlossen werden muß, ohne auch nur annähernd sagen zu können, wieviel Erbfaktoren im Spiele sind. Es erwies sich die

Widerstandsfähigkeit gegen:

<i>Tilletia tritici</i>	rezessiv polymer	Knorr (14)
<i>Ustilago nuda tritici</i>	rezessiv monomer	Piekenbrock (20), Grevel (8)
<i>Ustilago nuda hordei</i>	dominant monomer	Zeiner (30)
<i>Ustilago avenae</i>	dominant monomer	v. Rosenstiel (25)
„ „	dominant monomer, dimer und trimer	Nicolaisen (18)
<i>Helminthosporium gramineum</i>	dominant polymer	Isenbeck (12)
<i>Puccinia glumarum</i> (Winterweizen)	dominant mono- u. polymer	Hubert (10), Isenbeck (13)
<i>Puccinia glumarum</i> (Sommerweizen)	rezessiv monomer	Isenbeck (13)
<i>Puccinia triticina</i>	dominant monomer	Isenbeck (13)
<i>Colletotrichum lindem.</i>	dominant trimer	Schreiber (27).

Die Feststellung dieser Vererbungsverhältnisse für jede einzelne Krankheit ist unerläßliche Vorarbeit, weil auf dieser Kenntnis erst die richtige Auslesemethode in den Filialgenerationen aufgebaut werden kann; sie ist nicht, wie gelegentlich von züchterisch Uninteressierten gespöttelt wurde, eine wissenschaftliche Serienarbeit am laufenden Band oder gar Spielerei.

2. Als weiteres Ergebnis unserer 14jährigen Arbeiten ist die Erkennung von physiologischen Rassen bei verschiedenen Krankheits-erregern zu erwähnen. Bei einigen Pilzen konnten wir schon erkannte Spezialisierung und Charakterisierung von Biotypen ergänzen: für *Puccinia tritici* durch Auffindung der Rasse 54 durch Radulescu (21) auf Grund von Rostherkünften aus Rumänien, bei *Colletotrichum* durch Auffindung von 17 Rassen in Ergänzung der vorher bekannten 17 Rassen in der Arbeit Schreiber (27) auf Grund von Herkünften aus Frankreich, Belgien und Deutschland.

Zum ersten Mal wurde die Existenz von physiologischen Rassen in dem mitteleuropäischen Raum nachgewiesen:

für *Tilletia tritici* in gemeinsamer Arbeit mit Gaines durch Roemer (22),
 „ *Ustilago nuda tritici* durch Piekenbrock (20), Grevel (8),
 „ „ „ *hordei* „ Nahmacher (16),
 „ „ *avenae* durch Nicolaisen (18, 19),
 „ *Helminthosporium gramineum* durch Isenbeck (12),
 „ *Puccinia glumarum* durch Allison-Isenbeck (2).

3. Der Auffindung physiologischer Rassen folgte die künstliche Herbeiführung von Kernzusammentritten aus Monosporidien-Kulturen aus genau bekannten Rassen, um auf diese Weise das Auftreten neuer Biotypen des Pilzes künstlich hervorzurufen und nicht mehr dem Zufall zu überlassen. Nicolaisen (19) hat dieses mit gutem Erfolg bei *Ustilago avenae* durchgeführt und mit umfangreichem Material belegt. Gleiches führen zur Zeit (noch unveröffentlicht) Becker bei *Tilletia tritici* und Christensen für *Ustilago nuda tritici* durch. Wir hoffen durch die Kernzusammentritte zweier extremer Biotypen eine kontinuierliche Aufspaltungsreihe zu erhalten, in dieser, wenn auch nicht alle, aber doch einen wirklich großen Anteil der möglicherweise auftretenden Biotypen des Pilzes zu erzeugen und uns dadurch vor Überraschungen, wie sie S. 167 geschildert wurden, zu schützen. Ob die tatsächliche Entwicklung diesen Erwartungen entsprechen wird, steht zur Zeit dahin. Immerhin erscheint dieses der einzig mögliche Weg, um Sorten zu züchten, die nach menschlichem Ermessen nicht nur für die gegenwärtig vorhandenen, sondern auch gegen in Zukunft auftretende neue Biotypen widerstandsfähig sind. Es ist eine Pflicht der Dankbarkeit, an dieser Stelle des leider so früh verstorbenen Kollegen Kniep zu gedenken, dessen umfassende Arbeiten über die Sexualität der niederen Pflanzen das Fundament für unsere Arbeiten in dieser Richtung lieferten.

4. Wird das Kreuzungsmaterial von F_2 ab einfach als Population weitergeführt, ohne Auslese zu treiben, und werden diese Populationen zwecks Erreichung der Homozygotie nach dem Verfahren von Nilsson-Ehle bis zur F_7 weitergeführt, so ist es zweckmäßig, wenn irgend möglich, alljährlich künstliche Infektionen vorzunehmen, weil dann schon in diesen Jahren eine natürliche Selektion widerstandsfähiger Pflanzen erfolgt. Dieses zeigen beispielsweise die folgenden Zahlen aus unseren Arbeiten zur Erzielung *Tilletia*-resistenter Weizenformen:

Popul. Nr.	Kreuzung	Steinbrand in % im Jahr		
		1.	2.	3.
2702 ₂₅	Heils Dickkopf \times Mettes rostfr. Dickkopf.....	59,5	23,1	19,9
2307 ₂₅	Heils Dickkopf \times General v. Stocken	56,3	47,8	39,7
7630 ₂₇	Heils Dickkopf \times 41 ₂₈ (aus Kirsches Stahl)....	46,1	21,4	17,1
7632 ₂₇	Heils Dickkopf \times Kronenweizen	55,6	24,1	14,8
7636 ₂₇	Hohenheimer ₇₇ \times 47 ₂₇ (aus Kirsches Stahl)....	60,9	31,0	28,4
7637 ₂₇	Hohenheimer ₇₇ \times General v. Stocken	53,0	18,1	19,4
7642 ₂₇	Hohenheimer ₇₇ \times Kronenweizen	77,0	46,2	36,5
7231 ₂₇	Ridit \times Krafft's Dickkopf	51,0	28,2	0,9
7237 ₂₇	Ridit \times General v. Stocken	62,4	31,2	4,1
7242 ₂₇	Ridit \times Kronenweizen	67,7	33,8	9,9

Geht der Züchter so vor, so findet er in F_7 nicht nur homozygote, sondern schon einen sehr hohen Prozentsatz homozygot-resistenter Pflanzen.

5. Einen bescheidenen Einblick in den Ablauf der Symbiose zwischen Pilz und Wirt erbrachten die Erkenntnisse über die Selektionswirkung der Wirtspflanze auf die Pilzpopulation. Wir stehen in dieser Beziehung erst in den Anfängen unserer Erkenntnisse; das Wesen des Vorgangs ist nicht schwer zu deuten, aber die Richtigkeit der Deutung ist nicht leicht zu erweisen. Es handelt sich um folgendes: Wird eine künstliche Mischung von 2, 3 oder 4 genau bekannten physiologischen Rassen eines Pilzes als Material für die künstliche Infektion benutzt, so bleibt diese Pilzpopulation nicht erhalten, sondern sie wird bei der Passage durch die Pflanze abgeändert, der prozentische Anteil der einen Rasse steigt, jener einer anderen Rasse sinkt, das Mischungsverhältnis verändert sich, ja bei mehrfacher Passage durch die gleiche Wirtssorte gehen bestimmte Rassen überhaupt verloren, sie verschwinden. Es besteht somit eine deutliche Selektionswirkung der Wirtspflanze auf die Pilzpopulation. Diese Selektionswirkung ist sortentypisch, d. h. die Sorte A selektioniert die

Biotypen aus der Pilzpopulation, die auf der Sorte A gut gedeihen, die Sorte B wählt andere Biotypen aus, die Sorte C wiederum andere. Infiziert man also ein und dieselbe künstliche Mischung verschiedener Biotypen eines Pilzes auf zehn verschiedenen Sorten der Wirtspflanze, so kann nach zwei oder drei Generationen die Pilzpopulation völlig verändert sein, sie muß es nicht sein; dies hängt ganz davon ab, wie die einzelnen Sorten sich zu der Pilzpopulation verhalten. Voraussagen läßt sich darüber nichts, sondern nur das dreijährige Experiment löst die Frage.

Dieses konnte in langjährigen Versuchen mit natürlichen Populationen von *Ustilago tritici* durch Roemer-Kamlah (23) und *Tilletia tritici* durch Roemer-Bartholly (24), ferner für *Puccinia triticina* von Calniceanu (4) erwiesen werden. Ein und dieselbe *Ustilago*-Population wurde a) dreimal durch Roten Schlanstedter Sommerweizen, b) dreimal durch Peragis-Sommerweizen, c) zweimal durch Roten Schlanstedter und im 3. Jahr durch Peragis, d) zweimal durch Peragis und im 3. Jahr durch Roten Schlanstedter geschickt. Der Befall auf fünf verschiedenen Sorten durch die einzelnen hierbei erzielten *Ustilago*-Populationen zeigt die Selektionswirkung.

Aus der Tabelle (S. 176), die einen Auszug der in Nr. 23 veröffentlichten Angaben darstellt, ist sehr deutlich ersichtlich, wie die Ausgangspopulation als Folge der Passage durch die verschiedenen Sorten verändert worden ist. Beispiele für *Tilletia*-Selektion durch *Triticum* in Nr. 24.

Bei *Puccinia triticina* wurden von Calniceanu (4) im Gegensatz hierzu künstliche Gemische von jeweils nur zwei genau bekannten physiologischen Rassen zur Infektion verwendet. Die physiologischen Rassen 13 und 15 wurden einmal zu je 50% vermischt, im zweiten Fall 20% der Rasse 13 und 80% der Rasse 15 und im dritten Fall 80% der Rasse 13 mit 20% der Rasse 15. Die Sorte Malakoff selektionierte nur die Rasse 13 und die Sorte Mediterranean nur die Sorte 15 aus diesem Gemisch. Bei Malakoff kam die Rasse 15 und bei Mediterranean die Rasse 13 nicht zur Uredosporenbildung. Die „Ernte“ an Sporen lieferte also nicht mehr ein Gemisch, sondern reine Rassen. Die Selektionswirkung der Wirtspflanze auf den Pilz ist somit deutlich erwiesen.

6. Ein weiteres Ergebnis unserer Arbeit war die Erkenntnis, daß der Pilz die Wirtspflanze auch dann deutlich schädigt, wenn der Pilz zu schwach ist, um das für uns wahrnehmbare typische Krankheitsbild hervorzurufen: „Latenzwirkung“ des Pilzes (Zade). Für Winterweizen

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.																
																			Befall in % 1929						Befall in % 1930						Befall in % 1931			
Herkunft u. Wirtssorte 1927	Wirtssorte 1928	Grüne Dame						Grüne Dame						Grüne Dame						Grüne Dame														
		Peragis						Peragis						Peragis						Peragis														
		Heines Kolben						Heines Kolben						Heines Kolben						Heines Kolben														
		Hohmnhimer 25 f.						Hohenheimer 25 f.						Hohenheimer 25 f.						Hohenheimer 25 f.														
		Rimp. rot. Schlanst.						Rimp. rot. Schlanst.						Rimp. rot. Schlanst.						Rimp. rot. Schlanst.														
		Wirtssorte 1929						Wirtssorte 1930						Wirtssorte 1930						Wirtssorte 1930														
Halle(Rimp. rot. Schlansted.)	Rimp. rot. Schlansted.	0,0						0,0						0,0						0,0						0,0								
		0,0						0,0						0,0						0,0						0,0								
		25,8						13,4						51,6						79,8						7,8								
		40,5						51,6						79,8						79,8			7,8											
		87,2						79,8						79,8						79,8						63,4								
		Rimp. rot. Schlansted.						Rimp. rot. Schlansted.						Rimp. rot. Schlansted.						Rimp. rot. Schlansted.						Rimp. rot. Schlansted.								
Kleinwanzleben aus Peragis	Peragis	85,0						85,3						61,0						61,0						61,0								
		76,9						93,5						33,0						3,0						24,8								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33,0						3,0						3,0								
		10,0						3,2						4,1						69,0						71,0								
		2,7						0,0						3,0						3,0						0,0								
		0,0						1,4						3,2						4,1						69,0								
		18,1						68,4						100						100						100								
Kleinwanzleben aus Peragis	Rimp. rot. Schlansted.	85,0						86,3						0,4						0,4						0,4						0,4		
		76,9						93,5						33																				

hat Gieseke (7) dieses für *Tilletia* an drei Sorten mit fünf Eigenschaften variationsstatistisch nachgewiesen.

n = nicht infiziert, i = infiziert.

Eigenschaften	Heils Dickkopf		Hohenheimer 77 unbehaart		Hohenheimer 77 behaart	
	M	m %	M	m %	M	m %
Länge des längsten Halmes	n	100,00 ± 0,79	100,00 ± 0,54	100,00 ± 0,54	100,00 ± 0,54	100,00 ± 0,54
	i	95,88 ± 0,70	95,15 ± 0,42	88,29 ± 0,73	88,29 ± 0,73	88,29 ± 0,73
	D	4,12 ± 1,06	4,85 ± 0,68	11,71 ± 0,91	11,71 ± 0,91	11,71 ± 0,91
Anzahl der Halme	n	100,00 ± 4,29	100,00 ± 4,48	100,00 ± 4,52	100,00 ± 4,52	100,00 ± 4,52
	i	90,66 ± 5,00	93,82 ± 5,25	83,60 ± 5,40	83,60 ± 5,40	83,60 ± 5,40
	D	9,34 ± 6,59	6,18 ± 6,90	16,40 ± 7,04	16,40 ± 7,04	16,40 ± 7,04
Spindellänge	n	100,00 ± 0,79	100,00 ± 0,80	100,00 ± 0,76	100,00 ± 0,76	100,00 ± 0,76
	i	99,65 ± 0,78	95,75 ± 0,80	92,50 ± 0,81	92,50 ± 0,81	92,50 ± 0,81
	D	0,35 ± 1,11	4,25 ± 1,13	7,50 ± 1,07	7,50 ± 1,07	7,50 ± 1,07
Ährchenzahl	n	100,00 ± 0,83	100,00 ± 0,85	100,00 ± 0,77	100,00 ± 0,77	100,00 ± 0,77
	i	96,75 ± 0,85	99,45 ± 0,76	98,69 ± 0,89	98,69 ± 0,89	98,69 ± 0,89
	D	3,25 ± 1,19	0,55 ± 1,14	1,31 ± 1,18	1,31 ± 1,18	1,31 ± 1,18
Tausendkorngewicht	n	100,00 ± 1,29	100,00 ± 0,92	100,00 ± 0,93	100,00 ± 0,93	100,00 ± 0,93
	i	96,02 ± 1,09	95,17 ± 1,33	93,21 ± 1,37	93,21 ± 1,37	93,21 ± 1,37
	D	3,98 ± 1,96	4,83 ± 1,62	6,79 ± 1,66	6,79 ± 1,66	6,79 ± 1,66

Knorr (14) hat die gleichen Eigenschaften ebenfalls für Winterweizen, aber auch für Sommerweizen in 2 Jahrgängen (1926 und 1927) für insgesamt 15 Sorten, darunter anfällige und widerstandsfähige, variationsstatistisch untersucht und ebenfalls eine deutliche Schwächung der Pflanzen durch eingedrungenes Myzel von *Tilletia*, das nicht zur Fruktifikation kam, nachweisen können. Auch betreffs der Einwirkung des Myzels von *Ustilago*, und zwar von *Ustilago avenae*, konnte v. Rosenstiel (25) solches nachweisen: Black Mesdag ist eine immune Hafersorte; nicht infizierte und infizierte Pflanzen dieser Sorte, unter völlig gleichen Bedingungen herangezogen, zeigten deutlich eine schwächere Entwicklung jener Pflanzen, in denen das *Ustilago*-Myzel wucherte. Das Pflanzengewicht der myzelfreien Pflanzen = 100 gesetzt, betrug das Gewicht gleich vieler infizierter Pflanzen nur 71,4. Der Pilz hatte also latent die Wuchsenenergie um 28% gedrückt. Diese Latenzwirkung gilt voraussichtlich für alle Krankheiten. Das Ausmaß dieser Wirkung mag bei den einzelnen Sorten verschieden stark sein, mal bei den

immunen Sorten stärker als bei den anfälligen, ein andermal ist sie jedoch bei den anfälligen Sorten stärker als bei den widerstandsfähigen. Diese schädigende Wirkung ohne äußerlich sichtbare Ausbildung der Krankheit drückt sich auch in dem Ertrag aus. Daraus darf aber nicht abgeleitet werden, daß die Züchtung immuner Sorten praktisch bedeutungslos sei, insofern auch diese Sorten Ertragsdrückungen durch den Pilz aufweisen, Beizung oder andere Verhinderung der Infektion bei ihnen ebenso notwendig sei wie bei den bisher angebauten Sorten. Dieses trifft nicht zu. Die Ertragsdrückungen durch Latenz des Pilzes sind in den Versuchen weit stärker als im Großanbau, weil in jenen künstlich infiziertes Material angebaut wird, wobei die Pflanzen weit stärker von Myzel durchwachsen sind, als es im Feldanbau immuner Sorten geschieht, auf denen sich der Pilz ja nicht fortpflanzen kann. Dieses muß zur Folge haben, daß die Möglichkeit der Infektion des Saatgutes oder der nächstjährigen Bestände sehr gering wird.

7. Die Erkenntnis der Vererbungsvorgänge und die Auffindung von physiologischen Rassen bei Pilzarten, von denen bisher solche noch nicht bekannt waren oder die Auffindung neuer physiologischer Rassen von Krankheitserregern, von denen andere Biotypen schon bekannt waren, sind zunächst nur von hohem theoretischen Interesse. Praktischen Wert besitzen die Ergebnisse dieser 14jährigen Arbeit erst, wenn durch sie neue Sorten geschaffen worden sind, welche neben anderen wichtigen Eigenschaften völlige Immunität oder doch hohe Resistenz gegen einige oder gegen alle physiologischen Rassen eines Krankheitserregers besitzen. Erfreulicherweise konnten meine Mitarbeiter mit mir mehrere solche Sorten schaffen. Selbstverständlich sind auch sie nur Glieder in einer Kette der Entwicklung und werden späterhin wiederum durch neue Sorten überholt, die wiederum bessere Kombinationen darstellen werden. So wird sich von Jahrzehnt zu Jahrzehnt das Sortenbild im Großanbau verschieben und stufenweise höher entwickeln.

Die erste Sorte, welche als praktisch wertvolles Ergebnis der Immunitätsarbeiten 1924 hinausgegeben wurde, ist der Peragis-Sommerweizen. Dieser ist ein Kreuzungsprodukt von „Grüne Dame \times Blaue Dame“, erstere widerstandsfähig gegen Rasse 1 von *Ustilago nuda tritici*, welche bis dahin infolge des ausgedehnten Anbaus von Rotem Schlanstedter Weizen der weitverbreitetste Biotyp des Weizenflugbrandes, der „deutsche“ Weizenflugbrand war. Der Peragis-Sommerweizen hat von dieser Muttersorte die Widerstandsfähigkeit gegen den Biotyp 1 geerbt, erwies sich in 4jähriger Prüfung durch künstliche Infektion 1920—1923 völlig widerstandsfähig, da er nur mit Rasse 1

infiziert wurde. In den ersten Jahren des Anbaus blieb er frei von Flugbrand, bis 1926 die ersten Spuren von Flugbrand gefunden wurden, die durch Kontrollinfektionen sehr bald als eine neue Rasse, nämlich Typ 2, bestimmt werden konnten. Zwar war und ist bis heute die Schädigung des Flugbrandbefalls in den Peragisfeldern weit geringer als in den Feldern von Rotem Schlanstedter Weizen durch Rasse 1. Die wirtschaftliche Schädigung ist nicht sehr groß. Aber immerhin wurde der erste Erfolg der Immunitätszüchtung durch diese Erscheinung, die damals eine Überraschung war, heute aber völlig geklärt ist, nur als Teilerfolg gewertet.

Die Immunitätsarbeiten des Instituts beziehen sich in erster Linie auf die Getreidearten *Triticum*, *Hordeum*, *Avena*, im geringeren Umfang auf Hülsenfrüchte (*Pisum* und *Phaseolus*), gar nicht auf Hackfrüchte (*Solanum* und *Beta*). Die Immunitätszüchtung ist bei Kartoffel von erheblicher Bedeutung, jedoch erstrecken sich die Arbeiten des Instituts nicht auf die Kartoffel, da dieser an anderen Instituten, die in ausgesprochenen Kartoffelanbaugebieten liegen, genügend Beachtung geschenkt wird.

Unter den Getreidearten leidet der Weizen weitaus am stärksten unter pilzlichen Krankheiten, nämlich unter *Tilletia*, *Ustilago* und *Puccinia glumarum* und *triticea*. Während *Tilletia* bei Winterweizen erheblichen Ertragsausfall und Qualitätsminderung bringt, schädigt *Ustilago* vorwiegend den Sommerweizen. *Puccinia glumarum* und *Puccinia triticea* treten sowohl auf Winterweizen als auf Sommerweizen auf; für den deutschen Weizenbau bedeutet *Puccinia graminis* keine ernste Gefahr, anders liegt dieses für den ost- und südeuropäischen Weizenbau und für die großen nordamerikanischen Gebiete. Daher sind die nordamerikanischen Arbeiten hauptsächlich auf Züchtung von Sorten, die gegen *Puccinia graminis* immun sind, abgestellt.

Weizen.

Tilletia tritici. Unter den deutschen Winterweizen sind drei Sorten schon längere Zeit bekannt, die widerstandsfähig gegen *Tilletia* sind: Heils Dickkopf, Hohenheimer 77 und Fürst Hatzfeld. Diese wurden mit anderen Winterweizen gekreuzt. Die Arbeiten wurden begonnen ohne Kenntnis der Spezialisierung in Rassen. Ferner litten bis 1931 die Arbeiten darunter (wie S. 156 erwähnt), daß die infizierten Aufspaltungsgenerationen besonders starke Auswinterungsschäden aufwiesen.

Aus diesem Grunde ist es schwieriger, *Tilletia*-immunen Winterweizen zu züchten als Sommerweizen, da die Prüfungen auf Immunität der Winterweizenstämme nicht alljährlich sichere Ergebnisse bringen, wie dieses bei Sommerweizen erreichbar ist. Außerdem müssen bei Winterweizen die Erbeinheiten für Winterfestigkeit in die neuen Kombinationen einbezogen werden. Beide Gesichtspunkte erschweren die Aufgabe. Es wurde Heils Dickkopf-Weizen als widerstandsfähige Elternsorte mit Mettes Schloß-Weizen 1921 gekreuzt, weil die erstgenannte Sorte wohl in der Ertragsleistung, aber nicht in der Winterfestigkeit befriedigte. Diese Kreuzung wurde mehrere Jahre hindurch als Kreuzungspopulation ohne jede Auslese, aber mit jährlicher *Tilletia*-Infektion angebaut, um dann aus der F_7 und F_8 Einzelpflanzen zu isolieren. Gemäß unserer theoretischen Vorstellung mußten wir hierdurch auch homozygote Pflanzen fassen, die *Tilletia*-resistent waren. Dieses ist auch eingetroffen. Die Aussaat Herbst 1931 wurde mit der virulentesten Rasse, die uns zur Verfügung steht, nämlich Typ „Cosel“, stark infiziert. Es erwiesen sich acht Nachkommenschaften einzelner Mutterpflanzen als völlig widerstandsfähig, vollkommen frei von Steinbrand, während die Kontrollsorten 70% Steinbrand aufwiesen. Von diesen acht Stämmen waren drei Stämme gleichzeitig frei von *Puccinia glumarum*, während Nachbarparzellen von *Puccinia glumarum* befallen waren und von diesen drei Stämmen waren zwei von sehr guter Standfestigkeit. Es liegt hier für Winterweizen eine Neukombination vor, welche vier wertvolle Eigenschaften: Steinbrand-Immunität, Gelbrost-Resistenz, Standfestigkeit und Winterfestigkeit in sich schließt.

Unter den deutschen Sommerweizen gibt es überhaupt keine *Tilletia*-widerstandsfähigen Sorten. Daher mußten Kreuzungen mit Steinbrand-resistenten Winterweizen vorgenommen werden, indem die Sorte „Grüne Dame“ sowohl mit Heils Dickkopf wie mit Hohenheimer 77 gekreuzt wurde. Die Kreuzungen von Sommer- mit Winterweizen bereiten immer zwei Schwierigkeiten: 1. liegt die Blütezeit beider Elternformen weit auseinander. Die Kreuzung gelingt daher leichter in der Weise, daß der Sommerweizen als Muttersorte benutzt wird und der früher schossende und blühende Winterweizen-Elter vor dem Schossen zurückgeschnitten wird, so daß verspätet Halme gebildet werden, welche den nötigen Pollen liefern; 2. bei Weizen ist im Gegensatz zu Roggen und Gerste der Wintercharakter dominant, die F_1 -Pflanzen müssen daher durch Herbstaussaat als Winterweizen, die F_2 aber als Sommerweizen gezogen werden, um die rezessiven Sommerweizenformen in F_2 herauszumenkeln zu lassen. Würde F_1 als Frühjahrssaat gesät, so würden

gar keine Samen erzielt werden, würde F_2 als Herbstaussaat ausgesät, so würden die Sommerformen auswintern. Die F_1 -Ernte kann auch nicht mit *Tilletia* infiziert werden, sondern erst die F_2 -Ernte, weil anderenfalls die Gefahr besteht, daß die F_2 -Pflanzen über Winter verloren gehen. F_2 -Pflanzen in Frühljahrsaussaat können infiziert werden, es können sofort widerstandsfähige konstante neue Sommerformen aufgefunden werden, da die Widerstandsfähigkeit rezessiv vererbt, diese Formen betr. Immunität konstant weiter vererben. Es ist aber daran zu denken, daß bei Frühljahrsaussaat viele Winter-Neukombinationen nicht zum Schossen gelangen, darunter auch solche, die heterozygot sind und in der weiteren Zucht neue, vielleicht wertvollere, immune, rezessive Sommerweizen abspalten können. Ausschließliche Aussaat im Frühjahr bringt also nur einen Teil der möglichen Neukombinationen. Daher ist Doppelaussaat der F_2 zweckmäßig, und zwar ein Teil als Herbstaussaat nicht infiziert, um Winterverluste zu vermeiden, ein anderer Teil als Frühljahrsaussaat mit künstlichen Infektionen.

Aus den Kreuzungen sind in der Tat gute Neukombinationen entstanden (Knorr 14), und zwar aus:

	1926	1927
	Befall	
Grüne Dame \times Heils Dickkopf Stamm 6925	0,5 %	0,0 %
Grüne Dame \times Hohenheimer 77 Stamm 637	0,0 %	4,8 %
Grüne Dame	34,9 %	56,9 %
Roter Schlanstedter	75,9 %	60,2 %

Ferner wurde die schon mehrfach genannte Sommerweizensorte Peragis 1922 mit dem Winterweizen „Fürst Hatzfeld“ gekreuzt. Hieraus ist ein Stamm 10134/28 auf Grund regelmäßiger künstlicher Infektionen isoliert worden, der gegen alle Herkünfte von *Tilletia*, die uns zur Verfügung stehen und wahrscheinlich acht verschiedene physiologische Rassen darstellen, hoch resistent ist, d. h. nach starker künstlicher Infektion nur Bruchteile eines Prozentes brandige Pflanzen aufweist, so daß er im Großanbau sicherlich nicht gebeizt werden muß. Dabei wurde in den letzten Jahren die sehr strenge Prüfung nach Roemer-Bartholly angewandt, welche unnatürlich günstige Verhältnisse für den Pilz schafft. In mehrjährigen Leistungsprüfungen erwies sich dieser Zuchtstamm 10134 dem ertragreichen Peragis-Sommerweizen 7—12 % überlegen. Es ist somit auch durch diese dritte Kreuzung ein Steinbrand-resistenter Sommerweizen von hohem Anbauwert geschaffen worden. „Nie ist alles Gute zusammen“, eine alte Redensart des Züchters, ob er Tier- oder Pflanzenzüchter ist. So hat auch dieser Stamm einen Mangel: er reift 3—4 Tage später als

Peragis, ist dadurch ebenso spät oder etwas später noch als die Bordeaux-Sommerweizen, die im Großanbau vielfach als zu spät reifend beurteilt werden. Daher wird dieser Stamm noch nicht dem Großanbau übergeben, sondern seine wertvollen Eigenschaften müssen durch Rückkreuzung mit einer geeigneten Elternsorte mit größerer Frühreife kombiniert werden. Eine Aufgabe, die sicher gelöst werden wird.

Ustilago. Die Arbeiten betr. des Flugbrandes beziehen sich nur auf Sommerweizen. Schon 1924 konnte als erstes Ergebnis das Resultat der Kreuzung zweier Weizensorten, welche mein Amtsvorgänger Geheimrat Wohltmann aus Utah mitgebracht hatte, nämlich „Grüne Dame“ \times „Blaue Dame“ in den praktischen Großanbau gebracht werden. Die Sorte erhielt den Namen „Peragis-Sommerweizen“. Dieser Weizen hat von der Muttersorte „Grüne Dame“ die Widerstandsfähigkeit gegen Ustilago geerbt. Die Kreuzung war schon zu Zeiten Wohltmanns ausgeführt. Die große Widerstandsfähigkeit der Muttersorte wurde aber erst durch die künstlichen Infektionen, welche 1920 einsetzten, erkannt, und daraufhin wurden die vorhandenen Kreuzungsgenerationen ebenfalls durch künstliche Infektionen geprüft. Nachdem sich durch 4 Jahrgänge hindurch einzelne Zweige des Stammbaums als widerstandsfähig erwiesen hatten und diese Stämme mit der Widerstandsfähigkeit zugleich sehr große Standfestigkeit und hohe Ertragsleistung, beide Eigenschaften wohl von der Vatersorte, und kürzere Vegetationszeit als der bis dahin meist gebaute Bordeaux-Sommerweizen — ein Weizen von ungenügender Standfestigkeit und starker Flugbrandanfälligkeit — aufwiesen, wurden diese Stämme vermehrt und der landwirtschaftlichen Praxis übergeben. Darüber, daß im Großanbau durch Auftreten einer neuen Rasse Nr. 2 des Flugbrandes der Peragis Flugbrandbesatz aufwies, wurde schon S. 167 berichtet. Trotzdem ist der Anbauwert dieses Weizens heute von größter praktischer Bedeutung, weil mit Hilfe dieser Sorte der Sommerweizen von 146 000 ha 1926 auf 305 000 ha 1932 ausgedehnt und in Pommern und Mecklenburg überhaupt erst möglich wurde. Trotzdem erwuchs hieraus der Wunsch, durch weitere Arbeiten einen Sommerweizen zu schaffen, der sowohl gegen die Rasse 1 wie gegen Rasse 2 widerstandsfähig sein sollte. Dieses ist auch gelungen, indem wiederum die Sorte „Grüne Dame“ als Mutter gekreuzt wurde mit der Sorte: Rimpaus roter Schlanstedter einerseits und andererseits mit einem Zuchtstamm der Pflanzenzuchtstation, der aus der Kreuzung Peragis \times (Kinney \times Grüne Dame) hervorgegangen war. Aus der ersteren Kreuzung ist der Stamm 9493 hervorgegangen, der bei dreijähriger künstlicher In-

fektion sowohl mit Rasse 1 als auch mit Rasse 2 keinerlei Befall gezeigt hat. Das erste Ziel der Immunitätszüchtung wäre also erreicht: die Widerstandsfähigkeit gegen die beiden Flugbrandrassen, die in dem deutschen Weizenanbaugebiet verbreitet sind, in einer Neukombination vereinigt. Jedoch hat diese noch den Mangel zu geringer Standfestigkeit und muß — um diesen Fehler zu beseitigen — erst mit standfesten Sorten gekreuzt werden. Dagegen sind aus der zweiten der genannten beiden Kreuzungen sehr wertvolle Stämme hervorgegangen, nämlich die Stämme 8855 und 8909. Diese erwiesen sich in der Ernte 1931 und 1932 auf Grund getrennter Infektion gegen beide Rassen als immun. Im Gegensatz zu dem Stamm 9493 verbinden sie aber mit dieser Immunität so viele andere wertvolle Eigenschaften, daß sie bereits in die Vermehrung gegeben worden sind, um in den Großanbau zu gelangen. Diese Stämme weisen auf: 1. eine noch größere Standfestigkeit als die Muttersorte Peragis, dessen Standfestigkeit von seiten der Praxis schon als ganz großer Fortschritt gegenüber den früher allgemein gebauten Sommerweizensorten von Bordeaux-Typus und Kolbenweizen hervorgehoben wird, 2. einen Fortschritt in der Kornqualität, insofern die Mehqualität dieser Stämme derartig ist, daß eine Beimischung von ausländischem Qualitätsweizen nicht nötig ist, um die berechtigten Wünsche des Brotkonsumenten zu erfüllen. Die Qualität entspricht den deutschen Qualitätsweizen der Klasse B, also z. B. Rimpaus Bastard, der schon seit Jahren vielfach ohne Verschneidung mit Auslandsmehl verbacken wird; 3. eine Ertragsleistung, die 5—6% über den Erträgen der im Anbau wichtigsten Sommerweizensorten liegt. Diese Zuchtstämme sind im Rahmen unserer Weizenarbeiten das allerbeste Beispiel dafür, daß die Immunität gegen mehrere Rassen eines Pilzes mit den verschiedenen anderen wertvollen Eigenschaften in wirklich günstiger Weise durch systematische Kombinationszüchtung in etwa zehnjähriger Arbeit vereinigt werden kann.

Puccinia. Die größte Bedeutung kommt Puccinia glumarum zu, daher sind unsere Arbeiten betr. dieses Pilzes umfangreicher und älter als jene mit triticea. Es mußten umfangreichere Vorarbeiten geleistet werden, ehe an die Prüfung von Kreuzungsgenerationen durch künstliche Infektionen herangegangen werden konnte: die Aufbewahrung der Uredosporen (Hanna Becker), der Einfluß der Temperatur auf die Symbiose von Pilz und Weizenpflanze (Rudorf) und die Existenz von Biotypen (Allison und Isenbeck). Zwei Winterweizensorten

wurden besonders benutzt: der immune „Chinesische 166“ und der hoch resistente „Chinesische 165“. Diese wurden mit zwei Sorten, welche früher eine große Anbaufläche in Mitteldeutschland besaßen, nämlich Panzerweizen und Strubes Dickkopf-Weizen gekreuzt. Aus ersterer Kreuzung ging eine Stammgarbe 7315/28 und aus letzterer eine Stammgarbe 3941/25 hervor, die sich in all ihren Nachkommenschaften immun oder doch hoch resistent erwiesen, vielfach überhaupt keine Schädigung der Blätter oder doch nur nekrotische Flecken der Blätter erkennen ließen, jedenfalls die Sporenbildung völlig unterdrückten. Diese Prüfungen sind mit umfangreichem Material durch 4 bzw. 5 Generationen im Gewächshaus ausgeführt worden (Hubert 11), außerdem folgte 1932 noch eine künstliche Infektion im Feldbestand, ohne Spuren von Uredosporen auf diesen Stämmen erscheinen zu lassen, während die gleiche Methode der Feldinfektion auf anderem Material sehr starken Befall in kurzer Zeit hervorrief. Diese Stämme mit ihren zahlreichen Nachkommen können als die ersten Ergebnisse zielbewußter Immunitätszüchtung gegen *Puccinia glumarum* mit Hilfe alljährlicher Prüfung durch künstliche Infektion bezeichnet werden.

Wenn sie in anderer Hinsicht noch Fehler zeigen, wie ungenügende Standfestigkeit, ungenügende Ertragsleistung oder zu langsame Vegetation, so werden sich diese Fehler durch weitere systematische Züchtungsarbeit ändern lassen. Vielfach ist es in der Pflanzenzüchtung so, daß wertvolle Neukombinationen noch keinen Anbauwert für die große Praxis besitzen, sondern nur als Kreuzungselter für weitere Kombinationszüchtung benutzt werden können, hierfür aber wertvoller als jede andere Sorte sind.

Unter den Sommerweizen stehen uns mehrere Formen zur Verfügung, die als Kreuzungselter benutzt werden können: blausamtiger Kolben, Normandie, Saumur, von denen die beiden ersteren gleichzeitig gegen die weit verbreitete Rasse 15 von *Puccinia triticina* widerstandsfähig sind. Ein Mangel des früher erwähnten, vom Institut geschaffenen Peragis-Sommerweizen ist seine Anfälligkeit gegen *Puccinia glumarum*; daher wurde dieser mit jenen gekreuzt.

Da die Widerstandsfähigkeit gegen *Puccinia glumarum* bei Sommerweizen monomer recessiv vererbt, ist die Auslese verhältnismäßig leicht, insofern die gefundenen immunen Stämme diese Eigenschaft konstant vererben. Es kommt also nur darauf an, die F_2 -Generation sehr breit aufzubauen, damit schon in dieser ein höchst möglicher Prozentsatz der überhaupt möglichen Kombinationen gegen Immunität auftritt.

Geht man so vor, so kann man darauf verzichten, die heterozygoten F_2 -Pflanzen, welche weiterhin immune Neukombinationen abspalten, von den homozygoten, anfälligen F_2 -Pflanzen zu trennen. Diese Trennung erfordert aber mühsame Serienarbeit im Gewächshaus während der Wintermonate; dies kann in obiger Weise umgangen werden.

Von *Puccinia triticea* ist die Rasse 15 besonders wichtig. Daher wurde lange nach Elternsorten gesucht, die gegen diese Rasse widerstandsfähig sind, bis die Sorten Blausamtiger Kolben und Normandie gefunden wurden. Diese Sorten mit Peragis, der gegen diese Rostrasse hoch anfällig ist, gekreuzt, lieferten widerstandsfähige Stämme. Da hier die Widerstandsfähigkeit dominant vererbt, muß der Züchtungsweg ein anderer sein als bei den Arbeiten mit *Puccinia glumarum*. Es müssen die F_2 -Generationen künstlich infiziert, alle anfälligen Pflanzen (25 %) ausgemerzt werden, die widerstandsfähigen Pflanzen (75 %) müssen nach der Prüfung im Gewächshaus ausgepflanzt werden, damit sie Samen tragen, um daraus die F_3 -Nachkommen zu ziehen, die sofort wieder während der Wintermonate im Gewächshaus in konstante und spaltende Nachkommen getrennt werden. Eine verhältnismäßig einfache Aufgabe, da schon 20 Pflanzen je Stamm in 2 Töpfen zu je 10 Pflanzen weitgehend sichere Ergebnisse bringen.

Da auch hier die Aufspaltungsverhältnisse sehr einfach sind, wird die Schaffung *triticea*-widerstandsfähiger Sommerweizen rasch Erfolg haben, wenn auch etwas mehr Arbeit aufgewandt werden muß als bei *Puccinia glumarum* im vorigen Beispiel. Die Kreuzungen sind zu jung, um schon direkt nutzbare Ergebnisse zu bringen, jedenfalls aber sind die Aussichten für den Erfolg günstig.

Aus der Kreuzung Peragis \times Normandie, welche im Jahre 1927 gemacht wurde, konnte schon frühzeitig ein Stamm 3972 selektioniert werden, der nach Infektion mit *Puccinia glumarum* nur den Befallstyp 1 zeigte, also als widerstandsfähig anzusprechen ist und ebenfalls gegen die Biotypen 11, 14 und 15 von *Puccinia triticea* sich als hoch resistent erwies (Befallstyp 0—1), allerdings noch starken Befall von Biotyp 13 des Braunrostes zeigt. Außerdem fiel dieser Stamm bis jetzt durch gute Standfestigkeit auf, eine Eigenschaft, auf welche die große Praxis nicht verzichten kann.

Ferner verdient Erwähnung, daß es gelungen ist, auch aus der Kreuzung: blausamtiger Kolben Sommerweizen \times Peragis die Stämme 493—521, 549—550 zu isolieren, welche Widerstandsfähigkeit gegen *Puccinia glumarum* mit solcher gegen *Puccinia triticea* in sich vereinigen (Hubert), wie es für die Muttersorte ebenfalls zutrifft, aber

außerdem die guten Eigenschaften des Peragis zeigen, wie Standfestigkeit und kurze Vegetationszeit.

Es sind somit allein bei Sommerweizen zwei Beispiele dafür gegeben, daß Immunität gegen zwei verschiedene Krankheitserreger in einer Kreuzungssorte vereinigt werden kann. Unsere Ergebnisse entkräften die früher von verschiedenen Seiten geäußerten Bedenken, daß es zwar möglich sei, eine Sorte zu züchten, die gegen *Puccinia glumarum* widerstandsfähig sei, eine solche Sorte aber von *Puccinia triticea* heimgesucht würde, weil die Immunität gegen beide Rostarten nicht zu vereinigen sei.

Gerste.

Ustilago. Der Flugbrand des Weizens und der Gerste kann durch Heißwasserbeizung bekämpft werden. Daher erscheint zunächst Züchtung Flugbrand-immuner Sorten nicht dringlich. Jedoch ist zu beachten, daß die Beizung gegen Gersten- und Weizen-Flugbrand sehr schwierig ist, und daß die Temperaturgrenzen für Abtötung des *Ustilago*-Myzels und Erhaltung der Lebensfähigkeit des Embryos und der Keimfähigkeit des Kornes sehr eng sind, so daß in praxi erhebliche Keimschädigungen vorkommen. Die Triebkraft des sorgfältig mit Heißwasser gebeizten Saatgutes ist stets geschwächt, der Ertrag des gegen *Ustilago* gebeizten Saatgutes nach Urteil sachverständiger Landwirte, die starken Gerstenbau treiben, immer deutlich geringer als der Ertrag ungebeizter Saatware. Ein größerer Betrieb der Provinz Sachsen schätzt auf Grund von Druschergebnissen diesen Verlust jährlich für sich allein auf 5000 RM. Daher ist es von wirtschaftlichem Interesse, sowohl Flugbrand-resistente Gerstensorten als auch Sommerweizensorten zu schaffen.

Obwohl die Biologie des Pilzes und der Vorgänge der Infektion zur Zeit des Beginns unserer Arbeiten (1920) genau bekannt waren und obwohl in dieser Richtung weitere Vorarbeiten nicht zu leisten waren, ist doch die Bearbeitung dieses Problems zurückgeblieben gegenüber den Arbeiten mit Weizen. Es liegt dies daran, daß selbst bei Sommergerstenformen während der Vegetationszeit 45 % der Pflanzen verloren gehen, weil die künstlichen Blüteninfektionen eine Überschwemmung mit Myzel zur Folge haben (Zeiner); bei Wintergerste sind die Verluste durch Winterschäden noch höher. Es müssen daher große Serien ausgesät werden, um schließlich genügend Erntematerial auszu zählen zu können. Dies hat zur Folge, daß sehr viele Blüten mit *Ustilago* infiziert werden müssen. Die künstlichen Infektionen können

aber nur in den wenigen Tagen der Gerstenblüte ausgeführt werden. Bei den früh schossenden Sorten ist dann hin und wieder noch kein keimfähiger Flugbrand vorhanden. Vor allem ist der Umfang der Infektionsarbeit bestimmt durch die Anzahl und durch die Geschicklichkeit von Hilfskräften, welche in dieser kurzen Zeit zur Verfügung stehen. Jetzt besitzen unsere besten Hilfskräfte eine solche Geschicklichkeit, daß sie in achtstündiger Arbeitszeit und durch Zusammenarbeit von zwei Personen täglich 2000 Gerstenblüten künstlich infizieren.



Fig. 6.

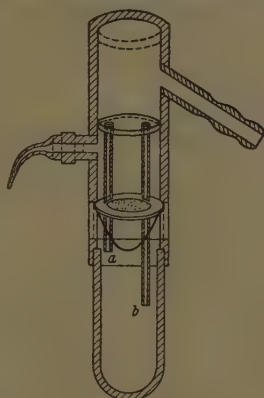


Fig. 7.

Fig. 6 und 7. Spritze zur Injektion von Ustilagosporen in Weizen- oder Gerstenblüten von Nicolaisen.

Die Gerste ist gegen die künstliche Blüteninfektion, die auch bei sorgfältigster Durchführung immer ein roher Eingriff in die zarte Blüte bleibt, entschieden empfindlicher als der Weizen. Die Unsicherheit der Methode ist bei Gerste ebenfalls größer als bei Weizen. Es treten daher leichter Trugschlüsse auf, es muß mehr Material und mehrere Jahre hindurch infiziert werden.

Ganz besonderes Bedürfnis besteht für resistente Wintergersten, da die Wintergerstenfelder im Vergleich zu Sommergerstenfeldern weit stärker mit Flugbrandähren besetzt sind. Da wir trotz ausführlichen Suchens keine resistente Elternsorte unter den Wintergerstensorten finden konn-

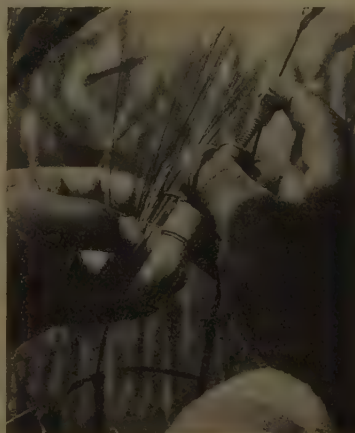


Fig. 8. Dieselbe im Gebrauch.

ten, mußten wir wohl oder übel mit *Ustilago* resistenten Sommergerstensorten einkreuzen, obwohl hierdurch die Aussicht auf winterfeste Kreuzungskombinationen sank. Im Jahre 1926 wurden Strengs Wintergerste und ein Wintergersten-Zuchtstamm aus unseren eigenen Arbeiten, nämlich 1461/25, selbst ein Kreuzungsprodukt, mit der „Blauen nackten Sommergerste“ gekreuzt. Aus diesen Kreuzungen sind bis heute Neukombinationen, welche in 3jähriger Prüfung widerstandsfähig waren, standfest sind und eine gute Kornqualität (großes Korn) aufweisen, isoliert worden. Jedoch ist die Winterfestigkeit noch nicht befriedigend. Diese Form könnte vorläufig nur in dem westdeutschen Klima zum Anbau gelangen, solange sie nur jenen Grad der Winterfestigkeit besitzt, welchen die Eckendorfer Wintergerste aufweist, der bekanntlich für Ostdeutschland nicht ausreicht. Daher werden diese immunen Stämme nun mit winterfesteren Gersten wie „Mahndorfer Victoria“ zurückgekreuzt. Es müssen dann die Aufspaltungsprodukte erneut 2 Jahre auf ihr Verhalten gegen *Ustilago* geprüft werden.

Bei Sommergerste sind wir rascher vorangekommen. 1928 wurden mehrere wertvolle Braugersten wie Heines Hanna, Heils Franken, Heines Goldthorpe mit „Nepal“-Gerste gekreuzt, einer Sorte, die nicht immun, aber doch hoch widerstandsfähig ist, insofern sie immer nur „teilweise erkrankte“ Ähren aufweist. Aus diesen Kreuzungen ist eine größere Anzahl von Nachkommenschaften mit guter Standfestigkeit, kurzem Stroh, guter Kornqualität hervorgegangen, die bisher widerstandsfähig gegen *Ustilago* geblieben sind. Immerhin ist Vorsicht geboten, weil in Ermangelung der Erkenntnis der physiologischen Rassen, die sicherlich auch bei *Ustilago nuda* hordei vorhanden sind, aber noch nicht erkannt wurden, Überraschungen auftreten können. Besonders hervorzuheben ist aber ein anderer Gesichtspunkt: Nepal ist eine Nacktgerste; infolgedessen werden auch wertvolle, widerstandsfähige, großkörnige spelzenfreie Neukombinationen in den Filialgenerationen gebildet. Dieses erscheint mir im Hinblick darauf, daß die Gerste das wichtigste Futtergetreide für Schweine ist, von fütterungs-physiologischer Bedeutung zu sein.

Da die Widerstandsfähigkeit dominant monomer vererbt wird (in einzelnen Kreuzungen auch dimer), könnte man theoretisch schon die Blüten der F_1 -Pflanzen infizieren, würde dadurch an F_2 die anfälligen Rezessiven — 100% Infektionserfolg vorausgesetzt — erkennen und ausmerzen können, also auf sie in F_3 keine weitere Arbeit mehr verwenden müssen. In Wirklichkeit sind wir jedoch nicht so vorgegangen, sondern haben stets erst F_2 -Pflanzen und F_3 -Stammmummern infiziert. Als widerstandsfähige Elternsorte wurde in den Jahren 1922—27 an

erster Stelle die Sorte „Walpersii“, an zweiter Stelle die „Blaue Nacktgerste“ und an dritter Stelle „Tiroler Nacktgerste“, welche der Verfasser aus dem Hintertuxer Tal in Tirol mitgebracht hatte, gefunden. Die „Blaue Nacktgerste“ erwies sich in den weiteren Jahren als ungeeignet für unsere Bestrebungen, da sie stark anfällig für eine andere Krankheit, nämlich *Helminthosporium gramineum*, befunden wurde und außerdem durch die Farbe des Kornes, die im Namen zum Ausdruck kommt, Stämme unbrauchbar für den Großanbau machte, die in bezug auf andere Eigenschaften sehr wertvoll waren. So sind denn auch die besten Ergebnisse erzielt worden aus der Kreuzung Heils Franken-Gerste \times Walpersii, wobei als Muttersorte eine wertvolle Braugerstensorte gewählt worden war. Dieser Kreuzung liegen offenbar zwei Erbfaktoren für Widerstandsfähigkeit gegen *Ustilago* zugrunde, es kommt nämlich eine kontinuierliche Aufspaltungsreihe von 0—100% Befall zustande. Diese Kreuzung gibt also eine sehr große Zahl immuner Kombinationen. Unter diesen fand Zeiner (30) auch solche mit den guten Eigenschaften einer Qualitätsbraugerste sowie gleichzeitig mit guter Ertragsleistung.

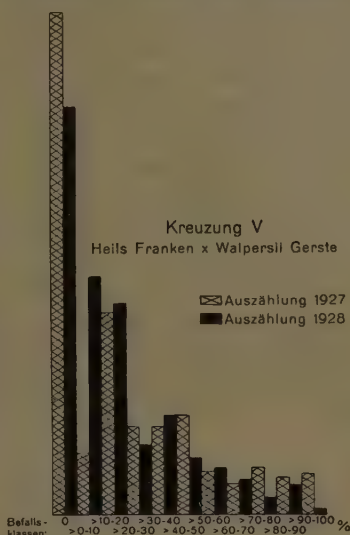


Fig. 9. Zweijährige Aufspaltungsreihen einer F_3 -Generation (Nachkommen-schaften von F_2 -Einzelpflanzen) einer Gerstenkreuzung, anfällig widerstandsfähig. Kontinuierliche Variationsreihe.

Befallsgruppen %	Errechnet		Gefunden	
	Anzahl der F_4 -Familien		Befallsgruppen %	Anzahl F_4 -Familien bei 338 Familien
	bei 256 an- genommenen Familien	bei 338 vor- handenen Familien		
0,0	96	128	0,0	137
10—25	64	83	> 0,0—25	81
40—55	60	79	>25 —60	78
100	36	48	>60	42
	256	338		338

Die Ergebnisse sind bei Gerste noch unbefriedigend, weil noch keine genügend klare Trennung von *Ustilago*-Rassen vorgenommen

werden konnte, einmal aus Mangel an Hilfskräften und andererseits wegen der Tücke des Objektes. Nahmacher (16) konnte zwar nachweisen, daß der Flugbrand der Wintergerste eine andere Rasse ist als jene der Sommergerste und daß gewiß verschiedene Rassen innerhalb des Flugbrandes der Sommergerste bestehen (zu differenzieren durch „Mittlauer Hanna“), aber es ist bei weitem noch keine Klarheit in diesem Punkt geschaffen und daher die Züchtungsarbeit noch nicht genügend untermauert.

Helminthosporium. Ebenfalls unbefriedigend sind bis heute die Ergebnisse in bezug auf *Helminthosporium gramineum*. Zwar konnte Isenbeck (12) vier physiologische Rassen trennen und auch die Vererbungsweise der Widerstandsfähigkeit einigermaßen klarlegen. Aber mehr als bei den anderen Objekten fehlt hier noch eine tadellos arbeitende Methode der künstlichen Infektion. Im Gegensatz zu *Ustilago*, *Tilletia* und *Puccinia* gibt es hier verschiedene Möglichkeiten der Infektion, Blüteninfektion (trocken oder naß) und die Korninfektionen mit Chlamydo- und Ascosporen. Daneben ist die Anzüchtungsmethode der infizierten Körner und Keimpflanzen noch weiter durchzuarbeiten. Daher haben wir in den letzten Jahren die Züchtungsarbeiten auf diesem Gebiet zurückgestellt, um zunächst Infektionsmethoden und dann physiologische Rassen zu finden, beides unerläßliche Vorbedingungen für erfolgreiche Züchtungsarbeit.

Hafer.

Die Haferernten schwanken stärker als die Ernten anderer Getreidearten. Nach 25 jährigen Mittelwerten der Landwirtschaftskammer Halle schwanken die Haferernten um 18,8%, die Gerstenernten um 16,0%, die Weizenernten um 14,9% und die Roggenernten um 13,5%. Die Unsicherheit der Haferernten unter gleichen Anbaubedingungen ist durch den hohen Wasserbedarf des Hafers bedingt, feuchte Jahre bringen hohe, trockene Jahre niedrige Ernten. Dieses nur zur Erläuterung dafür, daß die Haferernten nicht in erster Linie durch Krankheiten bedingt sind. Eher noch sind es tierische Schädlinge wie *Oscinis frit*, welche die Haferernten gefährden. *Puccinia coronata* schädigt die Erträge nicht stark, *Ustilago avenae* spielt bei Hafer eine größere Rolle. Die natürliche Infektion ist jedoch etwas abweichend von *Ustilago* des Weizens und der Gerste, insofern bei Hafer eine Kombination von Blüten- und Keimlingsinfektion statthat. Die Sporen gelangen auf die Narbe, keimen aus, wachsen aber nicht wie bei Weizen und Gerste in den Embryo, sondern auf der Unterseite der Haferspелzen oder in der Fruchtschale der Karyopse. Wenn der Haferkeimling zwischen dieser und Spelze entlang wächst, dringt das *Ustilago*-Myzel durch die zarte Epidermis des Haferkeimlings in diesen ein.

Unter den deutschen Sorten fanden wir nur Lischower Frühhafer sehr widerstandsfähig gegen eine Mehrzahl von Biotypen, für einige andere jedoch wieder anfällig. Durch Prüfung von ausländischem Material fanden wir einen Hafer, welchen ich von einer Reise in Rußland 1923 mitbrachte, den Black Mesdag, immun und einen Hafer, den ich von der Studienreise in U.S.A. 1925 mitbrachte, Red Rustproof, ebenfalls immun. Ersterer gehört zu *Avena sativa*, letzterer zu *Avena byzantina*. Die biologische Spezialisierung von *Ustilago avenae* wurde so weit erkannt, daß wir etwa 20 physiologische Rassen unterscheiden können (19). Es wurden im ganzen 80 verschiedene *Ustilago*-Herkünfte geprüft, keine von diesen konnte Black Mesdag oder Red Rustproof befallen. Es ist hier das erste Beispiel dafür, daß wir in unseren Arbeiten auf eine andere Art zurückgreifen mußten. Da *Avena byzantina* wie *sativa* 21 Chromosomen führt, macht diese Artkreuzung keinerlei Schwierigkeiten, auch nicht bezüglich der Fertilität der F_1 -Pflanzen. Es ist wichtig, daß auch in dieser Artkreuzung bisher keinerlei Anhaltspunkte für Koppelung der Immunität mit anderen Eigenschaften beobachtet worden ist, vielmehr in der Artkreuzung die Erbinheiten für Immunität wahrscheinlich verschiedener Natur sind, aber ebenso wie bei Varietätenkreuzung vollständig frei mendeln und kombinierbar sind.

Die beiden genannten Sorten zeigen manche Mängel auf: zu langes und schwaches Stroh, kleines und gefärbtes Korn, ungenügenden Ertrag. Sie wurden mit verschiedenen im Anbau verbreiteten Hafer-sorten gekreuzt, vor allem mit den beiden Sorten: Dippes Überwinder (Weißhafer) und von Lochows Gelbhafer, welche die größten Anbau-flächen in Deutschland haben. Die Filialgenerationen wurden in diesem Fall nicht als Kreuzungspopulationen weitergeführt, sondern sofort einer Einzelpflanzenauslese unterworfen, weil die Technik der künstlichen Infektion (Methode Reed) diesen Weg begünstigt, insofern sowieso kleinere Samenmengen in Tonschalen angezogen werden müssen und daher die Trennung nach Mutterpflanzen so gut wie keine Mehrarbeit verursacht. Die Mehrzahl der Kreuzungen wurde 1926 und 1927 ausgeführt, so daß jetzt F_5 -Generation vorliegt. Daher können noch keine abschließenden Werturteile gefällt werden. Aber soweit es sich bis heute übersehen läßt, werden auch bei Hafer Neukombinationen erzielt, die neben Immunität gegen *Ustilago*, die durch dreijährige Prüfung erwiesen ist, gute Kornqualität, sehr gute Standfestigkeit, kurzes Stroh, rasche Jugendentwicklung aufweisen. Die Leistungs-prüfungen stehen noch aus und werden erst in den nächsten Jahren

das endgültige Urteil gestatten. Diese Arbeiten besitzen eine besonders hohe Sicherheit, weil die Infektionsmethode in allen Jahren bei den anfälligen Sorten 98—100% Befall erbringt. Die an den einzelnen Kreuzungsnummern festgestellten Befallsgrade sind daher so sicher, daß wir in Zukunft mit zweijähriger Prüfung das Verhalten gegen *Ustilago avenae* zuverlässig erkennen können. Wir glauben auch, daß gerade bei Hafer in Zukunft kaum Überraschungen betr. Auftreten neuer Rassen zu erwarten sind, weil wir stets mit einer sehr vielseitigen *Ustilago*-Population infizieren. Ein besonders glücklicher Umstand ist noch zu erwähnen: es gelingt uns jeweils in 8 Wochen unter Benutzung von künstlicher Zusatzbeleuchtung während der Monate Oktober—April vom keimenden Saatkorn bis zum Schieben der Rispe zu gelangen. Mit anderen Worten: wir können die Prüfung auf Widerstandsfähigkeit gegen *Ustilago* gerade bei Hafer während der Wintermonate fortsetzen und diese so führen, daß wir im April Haferkreuzungsstämme zur Feldaussaat und Beurteilung im Feldanbau bringen, von denen wir auf Grund der bisherigen Arbeiten schon wissen, daß sie immun und gegen welche Rassen sie widerstandsfähig sind.

Leguminosen.

Wie für Getreide, so gilt für alle Gruppen der Kulturpflanzen, daß auf dem Wege der Immunitätszüchtung wichtige Fortschritte zu erzielen sind. So lag es für uns nahe, diese Ideen auch auf Hülsenfrüchte zu übertragen; in diesem Sinn arbeiteten wir mit *Phaseolus* und *Pisum*.

Phaseolus.

Colletotrichum lindem. verursacht in steigendem Maße die Brennfleckenkrankheit bei den Gemüsebohnen, *Phaseolus nanus*. Die Technik der künstlichen Infektion und die biologische Spezialisierung war durch verschiedene amerikanischen Autoren und durch eine Reihe von Arbeiten der Schule Schaffnit geklärt. Daher konnten wir uns direkt der Klärung der Vererbungsverhältnisse und der Kombinationszüchtung zuwenden. Das Objekt ist günstig, da *Phaseolus* wenig anspruchsvoll an Licht ist und daher auch in den Wintermonaten Samen ausreifen läßt. Man kann leicht zwei, ja sogar drei Generationen in einem Jahr ziehen. Außerdem war schon eine widerstandsfähige Sorte aus U. S. A. auf Grund der Arbeiten von Barrus bekannt: Anthracnose Resistent 22. Es mußte also nicht erst nach einem geeigneten Kreuzungselter gesucht werden. Andererseits stieg auf Grund unserer Arbeiten die Zahl der physiologischen Rassen sehr erheblich. Sie verdoppelte sich von 17 auf 34 dadurch, daß Schreiber (27) aus verschiedensten Gegenden Deutschlands, Frankreichs und der Schweiz Material sammelte und auf

dem S. 162/3 wiedergegebenen Testsortiment prüfte. Gerade dieses Beispiel zeigt, daß einerseits die Zahl der auftretenden Biotypen eines Pilzes niemals als eine abgeschlossene Zahl angesehen werden kann, immer neue Biotypen hinzutreten, andererseits aber die Immunitätszüchtung trotzdem vollen Erfolg hat. Trotz der gewaltigen Vermehrung der physiologischen Rassen gelang es Schreiber im Laufe von 3 Jahren, aus zielbewußt angesetzten Kreuzungen völlig immune Neukombinationen zu schaffen. Die Konservenindustrie will Sorten mit fadenlosen, fleischigen Hülsen, gerader Hülsenform, weißem Korn, auch ohne Färbung des Hilum haben. Alle diese Eigenschaften konnten mit der völligen Immunität in neuen Stämmen vereinigt werden, und zwar gelingt dieses sowohl in reinen Buschformen, als auch bei rankenden Formen.

Diese Arbeit brachte aber neben diesem praktisch höchst wertvollen Ergebnis einen ebenso wertvollen wissenschaftlichen Erfolg. Es gelang nämlich Schreiber, die 34 Biotypen auf Grund des Verhaltens gegen zwei Indikatorsorten in drei Gruppen zu klassifizieren, wie schon S. 165 gesagt wurde. Aus dem Vererbungsmaterial ergab sich, daß die Widerstandsfähigkeit gegen diese drei Gruppen bedingt ist durch drei verschiedene Erbinheiten (A B C). Alle Sorten und Kreuzungsstämme, welche nur den Faktor A enthalten, werden von allen physiologischen Rassen der Gruppen B und C (s. S. 165) befallen, alle Kreuzungsnummern, welche das Gen B enthalten, werden von den Biotypen der Gruppen A und C befallen und alle Kreuzungsnummern, welche das Gen C enthalten, von den Biotypen der Gruppen A und B. In Auswirkung dieser Erkenntnis müssen alle Sorten, welche nur von den physiologischen Rassen der Gruppe A befallen werden, die Mendelgene B und C besitzen, jene, die nur von den Biotypen B befallen werden, die Gene A und C und jene, die nur von den Biotypen der Gruppe C befallen werden, die Gene A und B. Ferner muß die völlig immune Sorte Anthracnose Resistent 22 alle drei Erbinheiten A B C enthalten. Die tatsächlich gefundenen Aufspaltungen und Vererbungstatsachen entsprechen dieser theoretischen Vorstellung in jeder Hinsicht. Dies darf als ein ganz besonders schönes Ergebnis der Arbeit Schreibers bezeichnet werden.

Pisum.

Bei Erbsen spielt unter den pilzlichen Krankheiten Mehltau und Rost eine Rolle. Im Anschluß an die Rostarbeiten mit Getreide lag es nahe, ein Augenmerk auch dem Erbsenrost zuzuwenden, dessen Zwischenwirt die Zypressen-Wolfsmilch ist. Da diese vielfach an den

Grabenrändern und Feldgrenzen auftritt, ist fortgesetzt die Gefahr einer Rostepidemie bei Erbsen gegeben. Über die Größe der Ertragsschädigung durch den Rost ist bei Erbsen nichts bekannt. Alles Bemühen war umsonst, da es bisher nicht gelungen ist, auch nur eine Sorte unter den zahllosen Feld- und Gemüseerbsen zu finden, die auch nur teilweise widerstandsfähig gegen den Erbsenrost sich erwiesen hat. Infolgedessen mußten die Bemühungen um die Erzüchtung einer rostwiderstandsfähigen Erbsensorte aufgegeben werden, wie dies S. 159 schon gesagt wurde.

Bei der Erbse spielen die tierischen Schädlinge eine größere Rolle: Sitones, Bruchus, Grapholitha. Es mag überraschen, daß auch gegen tierische Schädlinge durch Züchtung Erfolge erzielt werden können. Dieses ist in der Tat der Fall. In der Literatur finden sich dafür schon mehrfach Beispiele, wie bei Tabak und Sonnenblume. Die Resistenz ist gewiß anderer Art als jene gegen pilzliche Schädlinge; die Waffen gegen die tierischen Schädlinge sind Verschiebung in dem Entwicklungsrhythmus der Pflanze, meistens Verfrühung, nur selten Verspätung. Grapholitha schädigt dadurch, daß die jungen Fruchtknoten angestochen, in der reifenden Hülse die einzelnen Samen anfressen und durch den anhaftenden Kot unverkäuflich werden. Die wirtschaftliche Schädigung ist deutlich. Diese zu mindern, allerdings nicht aufzuheben, gelingt durch Vorverlegung der Blühzeit, also durch Züchtung rasch aufblühender und rasch abblühender Sorten. Die meist verbreiteten Felderbsensorten sind Mahndorfer Viktoria und Folger-Erbsen. Beide Sorten blühen 8—10 Tage später als die Sorte Saxa. Daher wurden sie mit dieser gekreuzt; aus dieser Kreuzung sind drei Stämme gezogen worden, deren Verhalten in der folgenden Tabelle für 5 Jahre nach Nicolaisen (17) wiedergegeben ist.

Grapholitha-Befall.

Sorte	1926		1927		1930		1931		1932	
	befressener Samen %	Blühbeginn	befressener Samen %	Blühbeginn	befressener Samen %	Blühbeginn	befressener Samen %	Blühbeginn	befressener Samen %	Blühbeginn
4342 ₂₃ Saxa	17,5	18. 5.	3,4	20. 5.	7,3	20. 5.	5,0	23. 5.	1,8	24. 5.
4343 ₂₃ ×	18,2	17. 5.	3,6	19. 5.	4,5	20. 5.	3,9	23. 5.	1,8	25. 5.
4344 ₂₃ Mahndorfer	13,9	17. 5.	3,3	20. 5.	7,0	20. 5.	2,8	23. 5.	1,7	24. 5.
Mahndorf. Viktoria	33,4	28. 5.	20,9	31. 5.	17,1	30. 5.	14,5	28. 5.	4,2	3. 6.
Heines Folger	42,0	31. 5.	42,7	6. 6.	22,0	2. 6.	19,1	2. 6.	8,4	11. 6.

Es ist sehr deutlich, wie der Befall mit *Grapholitha* in diesen Kreuzungsstämmen vermindert werden konnte, also ein Erfolg der Resistenzzüchtung vorliegt.

Diese geschilderten Ergebnisse berechtigen uns zu großen Hoffnungen für die Zukunft. Die Bekämpfung der verschiedenen Pflanzenkrankheiten wurde bisher einseitig durch Anwendung chemischer Mittel angestrebt (Saatbeize, Bespritzung der Bestände). Auf Grund der Schilderung der erzielten Erfolge muß jeder Zweifel an dem Erfolg auf diesem interessanten Gebiet der angewandten Biologie verstummen. Möge diese Darlegung dazu dienen, die „reine Botanik“ dazu zu bewegen, uns angewandten Botanikern und Biologen Hilfsstellung zu geben und Vorarbeiten für unsere Aufgaben zu leisten, damit wir uns der Schaffung neuer Sorten ohne Aufenthalt mit Vorfragen widmen können.

Literatur.

1. Allison, C., Die biologische Spezialisierung bei den Getreiderostpilzen und ihre Bedeutung für die Rostresistenzzüchtung. Der Züchter **1**, S. 230, 1929.
2. Allison, C. C. u. Isenbeck, K., Biologische Spezialisierung von *Puccinia glumarum tritici*. Eriksson und Henning. Phytopathologische Zeitschrift **2**, S. 87, 1930.
3. Becker, J., Untersuchungen über die Lebensfähigkeit von Uredosporen von *Puccinia glumarum*. Kühn-Archiv **19**, S. 353, 1928.
4. Calniceanu, C., Beiträge zur Resistenzzüchtung des Weizens gegen *Puccinia triticea*. Kühn-Archiv **37**, S. 57, 1933.
5. Caspar, R., Über den Einfluß äußerer Faktoren auf den Steinbrandbefall des Weizens. Kühn-Archiv **12**, S. 205, 1926.
6. Genau, A., Methoden der künstlichen Infektion der Gerste mit *Helminthosporium gramineum* und Studien über die Anfälligkeit verschiedener Sommergersten diesem Pilz gegenüber. Kühn-Archiv **19**, S. 303, 1928.
7. Gieseke, A., Untersuchungen über das Verhalten von Winterweizen bei künstlicher Infektion mit Steinbrand. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung **14**, S. 311, 1929.
8. Grevel, F. K., Untersuchungen über das Vorhandensein biologischer Rassen des Flugbrandes des Weizen (*Ustilago tritici*). Phytopatholog. Ztschr. **2**, S. 209, 1930.
9. Hahne, I., Untersuchungen über die Keimungsbedingungen von *Tilletia*-Sporen. Kühn-Archiv **9**, S. 157, 1925.
10. Hubert, K., Beiträge zur Züchtung rostresistenter Weizen. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung **18**, S. 19, 1933.
11. — Beobachtungen über die Verbreitung des Gelbrostes bei künstlichen Feldinfektionen. Fortschritte in der Landwirtschaft **7**, S. 195, 1932.
12. Isenbeck, K., Untersuchungen über *Helminthosporium gramineum* Rabh. im Rahmen der Immunitätszüchtung. Phytopathologische Zeitschrift **2**, S. 503, 1930.
13. — Vererbungsstudien an einigen Weizenkreuzungen in bezug auf die Widerstandsfähigkeit gegenüber *Puccinia glumarum tritici* und *Puccinia triticea*. Zeitschr. f. Züchtung, A. **16**, S. 82, 1931.

14. Knorr, C., Untersuchungen über das Verhalten von Sommerweizensorten und -Bastardierungen bei künstlicher Infektion mit Steinbrand. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung **14**, S. 261, 1929.
 15. Moldenhauer, J., Untersuchungen über die Empfänglichkeit der Wild- und Kulturhaferformen für *Ustilago Avenae*. Kühn-Archiv **15**, S. 349, 1927.
 16. Nahmacher, J., Beitrag zur Immunitätszüchtung der Gerste gegen *Ustilago nuda* forma spec. hordei. Phytopathologische Zeitschrift **4**, S. 597, 1932.
 17. Nicolaisen, W., Der Erbsenwickler, *Grapholita* (*Cydia*, *Laspeyresia*) sp., sein Schaden und seine Bekämpfung, unter besonderer Berücksichtigung der Anfälligkeit verschiedener Erbsensorten. Kühn-Archiv **19**, S. 196, 1928.
 18. — Beitrag zur Immunitätszüchtung des Hafers gegen *Ustilago avenae* (Pers.) Jens. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung **16**, S. 255, 1931.
 19. — Die Grundlagen der Immunitätszüchtung gegen *Ustilago avenae*. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung **19**, Heft 1, 1933.
 20. Piekenbrock, P., Untersuchungen über das Verhalten der *Ustilago tritici* an Sorten und Kreuzungen. Kühn-Archiv **15**, S. 411, 1927.
 21. Radulescu, E., Zur physiologischen Spezialisierung des Weizenbraunrostes (*Puccinia triticina* Erikss.). Kühn-Archiv **33**, S. 195, 1932.
 - 21a. — Beiträge zur Kenntnis der Feldresistenz des Weizens gegen *Puccinia glumarum tritici*. Planta 1933.
 22. Roemer, Th., Gibt es biologische Typen von Steinbrand (*Tilletia tritici*) des Weizens? Kühn-Archiv **19**, S. 1, 1928.
 23. Roemer, Th. und Kamlah, H., Gibt es eine selektive Wirkung der Wirtspflanze (Weizen) auf den Pilz (*Ustilago*)? Phytopathologische Zeitschrift **5**, S. 41, 1932.
 24. Roemer, Th. und Bartholly, R., Die Aggressivität verschiedener Steinbrandherkünfte (*Trilletia tritici*, (Bjerk.) Wint.) und ihre Veränderung durch die Wirtsorte. Phytopathologische Zeitschrift **7**, S. 99, 1933.
 25. Rosenstiel, C. v., Untersuchungen über die Widerstandsfähigkeit von Haferarten und -sorten gegen Haferflugbrand (*Ustilago avenae* (Pers.) Jens.) und ihre Vererbung. Phytopathologische Zeitschrift **1**, S. 317, 1930.
 26. Rudolf, W., Beiträge zur Immunitätszüchtung gegen *Puccinia glumarum tritici* (Streifenrost des Weizens). Phytopathologische Zeitschrift **1**, S. 465 1930.
 27. Schreiber, Fr., Resistenzzüchtung bei *Phaseolus vulgaris*. Phytopathologische Zeitschrift **4**, S. 415, 1932.
 28. Seiffert, J., Künstliche Blüteninfektionen zur Untersuchung der Empfänglichkeit verschiedener Gerstensorten für *Ustilago hordei nuda* und der Einfluß äußerer Bedingungen auf die Höhe des Brandprozentes. Kühn-Archiv **12**, S. 423, 1926.
 29. Tiemann, A., Untersuchungen über die Empfänglichkeit des Sommerweizens für *Ustilago tritici* und den Einfluß der äußeren Bedingungen dieser Krankheit. Kühn-Archiv **9**, S. 405, 1925.
 30. Zeiner, W., Das Verhalten verschiedener Sommerweizen-Kreuzungen hinsichtlich der Anfälligkeit für *Ustilago nuda*. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung **17**, S. 229, 1932.
-

Einige Beobachtungen über Salzwirkungen in Wasserkulturen.

Von **Karl Schmalfuß.**

Mit 5 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Für das Studium von Salz- bzw. Ionenwirkungen in Wasserkulturen auf die höhere Pflanze sind im allgemeinen drei Wege gangbar. Man kann einmal das Objekt in Einzelsalzlösungen bestimmter Konzentrationen kultivieren und dabei verschiedene Salze mit gleichem Anion bzw. Kation verwenden, je nachdem von welchem Bestandteil des Salzes man gewisse Einwirkungen auf den Organismus prüfen will. Sehr schöne Untersuchungen dieser Art hat in jüngerer Zeit z. B. Kisser geliefert. Ein zweiter Weg ergibt sich darin, daß man eine vollständige Nährlösung verwendet, die alle für die Pflanze und ihre Entwicklung nötigen Salze enthält, welcher aber ein bestimmtes Salz, dessen Wirkung zu untersuchen wäre, noch im Überschuß hinzugefügt wird. Drittens endlich ist noch der Weg möglich, der häufig eingeschlagen wurde, eine vollständige „balancierte“ Nährlösung zu verwenden mit Ausschluß eines notwendigen Salzes, das darin durch ein analoges mit dem gleichen Anion oder Kation ersetzt wurde. Man hat hierbei den Vorteil, daß die Salzkonzentration der Nährlösung die gleiche bleibt, das eine Salz (Ion), das an Stelle des fehlenden gegeben wurde, aber in der Regel im Überschuß vorhanden ist. Beim Wachstum und der Entwicklung der Pflanze lassen sich dann gewisse Schlüsse ziehen, nicht nur auf die Bedeutung des Ions, das der Nährlösung mangelt, sondern auch besonders auf die Wirkung dessen, das an seine Stelle getreten ist.

Im folgenden möchte ich über einige Versuche berichten, die ich mit derartigen Wasserkulturen ausführen konnte, wozu gelegentliche Beobachtungen an Kulturen für frühere Arbeiten, sowie für Vorlesungszwecke mancherlei Anregung boten. Es handelt sich hierbei ausschließlich um Studien über Ca-, K-, Fe- und Mg-Salzwirkungen auf höhere Pflanzen. Ich habe mich absichtlich auf diese vier biologisch wichtigen Metalle beschränkt, da ihre Bedeutung für die Pflanze zum Unterschiede von den übrigen biogenen Elementen eine eigentümliche ist und da auch ihre physiologische Rolle im Organismus nur in einem gewissen Zusammenwirken miteinander erst eingehend zu verstehen ist.

II. Versuche.

a) Kulturen in Einzelsalzlösungen.

Untersuchungen über das Verhalten der Pflanzen zu Einzelsalzlösungen sind u. a. besonders von Hansteen-Cranner und von Kisser sehr eingehend durchgeführt worden. Gelegentliche Beobachtungen bestätigten völlig die Befunde dieser Forscher. Ich möchte hier nur einen Versuch anführen, der diese Beobachtungen noch ergänzen könnte.

1. Versuch. Stecklinge von *Callisia repens* wurden in folgender Weise hergestellt und verwendet: Gleichartige Sproßspitzen wurden unterhalb desjenigen Knotens, der das von der Spitze aus gerechnet vierte ausgewachsene Blatt trug, abgeschnitten und mit dem untersten Knoten, dessen Blatt entfernt worden war, einige Tage in eine Schale mit Leitungswasser gestellt, bis die Spitzen der sich bildenden Adventivwurzeln, in der Regel fünf, sichtbar waren. Hierauf wurden die Stecklinge, die nun drei ausgewachsene Blätter trugen, in $\frac{1}{100}$ molare Lösungen von KNO_3 , NaNO_3 , $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2$ und $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ übertragen (je drei Parallelversuche), die sich in Erlenmeyerkolben von 200 ccm Inhalt aus Jenaer Glas befanden. Die Pflanzen wurden mit ausgekochten, in der Mitte durchbohrten und mit einem Schlitz versehenen Korken befestigt, die das Gefäß einerseits gut abschlossen, andererseits ein leichtes Erneuern der Lösungen und Herausnahme der Pflanzen gestatteten. Die Kulturgefäße wurden wie auch sonst stets mit schwarzem Papier umwickelt und fanden wie auch alle im weiteren geschilderten Versuche in der Warmabteilung (etwa $18-25^\circ \text{C}$) des Versuchsgewächshauses Aufstellung. Ich möchte noch erwähnen, daß die Wasserkulturgefäße von allen meinen Versuchen in einer flachen, etwa $1\frac{1}{2} \text{ m}^2$ großen Blechwanne standen, die stets etwa 1—2 cm hoch mit Wasser gefüllt war. Diese Maßnahme ist für derartige Versuche, in denen die Kulturen Unterwärme bekommen, sehr zu empfehlen, da dann die Wasserdampfspannung der Luft, die an den Pflanzen emporstreicht, niemals zu gering ist und hierdurch die Pflanzen, besonders in unserem Falle, nicht geschädigt werden. Pralle Sonne wurde durch Beschattung stets ferngehalten.

Die Pflanzen standen vom 28. Januar bis 26. März 1933. Gegen Ende des Versuches zeigten die einzelnen Gruppen folgendes Aussehen (vgl. Fig. 1):

In KNO_3 -Lösung: Sproßlänge (vom zweituntersten Knoten gerechnet) 9 cm; sieben Blätter voll ausgewachsen, die untere Epidermis besonders gegen die Blattspitzen zu anthozyanhaltig (normale Pflanzen enthalten in der Regel kein Anthozyan). Wurzeln meist nur einige Millimeter lang, mit schwarzen Spitzen, abgestorben. Neben den ab-

getöteten werden immer wieder neue gebildet, so daß schließlich ein dichter Pelz von ganz kurzen dünnen Adventivwurzeln an dem Knoten sitzt, aus dem im Normalfall gewöhnlich nur fünf hervorbrechen.

In NaNO_3 -Lösung: Sproßlänge 4 cm; die vier vorhandenen Blätter zeigen viel stärkere Anthozyanfärbung auf der Unterseite. Die Wurzeln ähneln denen in Kaliumnitrat. Nur sind sie hier von geringerer Anzahl und noch kürzer, da sie früher absterben, meist nur als einige schwarze Punkte am Knoten sichtbar.

In $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2$ -Lösung: Die Pflanzen, besonders auch deren Wurzeln sind denen in Natriumnitrat sehr ähnlich. Sproßlänge 5 cm, fünf Blätter mit geringerem Anthozyangehalt.

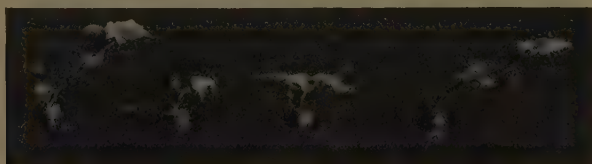


Fig. 1. Stecklinge von *Callisia repens*, 50 Tage in $\frac{1}{100}$ mol. Lösungen von a) KNO_3 , b) NaNO_3 , c) $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2$ und d) $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ kultiviert.

In $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ -Lösung: Sproßlänge 10 cm, acht Blätter, die unteren zeigen geringen Anthozyangehalt. Wurzeln sind sehr reichlich vorhanden, 0,5 bis über 2 cm lang, mit zahlreichen Seitenwurzeln. Sie sind, besonders an den Spitzen, zwar etwas gebräunt, doch gesund. Auf Fig. 1 d sind sie ohne weiteres gut erkennbar.

Zusammenfassend läßt sich über diesen Kulturversuch nochmals sagen, daß das Kaliumsalz, besonders aber das Na- und das Mg-Salz eine sehr starke Giftwirkung auf das Wurzelwachstum ausüben, während das Kaliumnitrat ausgesprochen günstig wirkt. Diese Tatsache ist ja seit den Hansteenschen Untersuchungen lange bekannt und bietet nichts besonders Neues. Auffallend jedoch ist die Sproßentwicklung. In Na- und in Mg-Nitrat zeigte sich in den 8 Wochen der Kultur keinerlei Sproßwachstum; die Pflanzen verblieben in einer Art Starrezustand wie etwa solche, die man in destilliertem Wasser zu ziehen versucht. In der Lösung mit Kaliumnitrat, besonders aber mit Kaliumnitrat hatte ein sehr beträchtliches Sproßwachstum eingesetzt. Alle Parallelkulturen zeigten dabei das gleiche Verhalten.

Ähnliche Ergebnisse bezüglich des Verhaltens der Wurzeln zeigten auch in gleicher Weise ausgeführte Kulturversuche mit Stecklingen

von *Amicia zygomeris*. Ich hatte diese Pflanze im Hinblick auf etwaige Ionenwirkungen auf die Schlafbewegungen der Blättchen verschiedentlich in Nährlösungen kultiviert und sie als ein für Wasserkulturen recht geeignetes Objekt befunden. Die Wurzeln von *Amicia* zeigten in den gleichen Lösungen von Nitraten ähnliches Verhalten wie die von *Callisia*. Wurden die Stecklinge in Leitungswasser gestellt zwecks ausgiebiger Bewurzelung und dann in $\frac{1}{100}$ molare Lösungen der Nitate übertragen, so waren nach einigen Wochen die Wurzeln in destilliertem H_2O , KNO_3 und $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2$ ockergelb verfärbt, während sie in $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ und besonders in einer Mischung aus gleichen Teilen Kalium- und Kalziumnitrat die ursprüngliche schneeweiße Farbe behalten hatten und, besonders die in dem K-Ca-Gemisch, beträchtlich weiter gewachsen waren, was bei den anderen nicht der Fall war. Die Sprosse zeigten wenig Unterschiede; nur bei den Mg- und Ca-Kulturen waren die jüngsten Blättchen schneeweiß chlorotisch.

b) Kulturen in Nährlösungen.

Für diese Versuche verwendete ich in der Hauptsache eine der v. d. Croneschen ähnliche erprobte Nährlösung von folgender Zusammensetzung: NH_4NO_3 0,75 g; MgSO_4 0,50 g; K_2SO_4 0,50 g; $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ 0,25 g und $\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2$ 0,25 g auf 1 l H_2O . In der Mg-freien Kultur wurde (wo nicht anders angegeben) das Magnesiumsulfat durch die gleiche Gewichtsmenge Kalziumsulfat ersetzt; in der K-freien das Kaliumsulfat durch Kalziumsulfat; in der Ca-freien das Kalziumphosphat durch KH_2PO_4 ; die eisenfreie Nährlösung enthielt außer dem Ammonnitrat, dem Magnesiumsulfat und dem Kaliumsulfat nur noch KH_2PO_4 0,25 g und CaCO_3 0,25 g. Gelegentlich wurden auch die v. d. Cronesche Lösung und das Nährsalzgemisch von Pfeiffer verwendet. Die Versuchspflanzen, *Avena sativa* (Petkuser Gelbhafer) und *Callisia repens*, wurden in 300 ccm fassenden Weithalsflaschen in der Weise kultiviert, wie oben bereits beschrieben. Auf ein Kulturgefäß kamen bei *Callisia* eine, bei Hafer zwei Pflanzen. Der Hafer wurde 2—3 Tage lang zwischen Fließpapier in einer Petrischale zum Keimen gebracht und dann die verwendeten Pflänzchen zu den Kulturen bezüglich ihrer Gleichartigkeit sorgfältig ausgewählt. Die Stecklinge von *Callisia* wurden in der bereits oben geschilderten Weise gewonnen.

2. Versuch. Hafer a) in kompletter Nährlösung, b) ohne K, c) ohne Ca, d) ohne Mg und e) ohne Fe. Der p_{H} (mit Mercks Universalindikator ermittelt) lag für die einzelnen Kulturen etwa wie folgt: a) 6,5; b) 5,5—6; c) 6,0; d) 5,5 und e) 7,5—8,0. Die Werte schwankten

während der Versuchsdauer (19. Februar bis 23. März 1933) nur wenig. Die Fig. 2 und 3 geben ein Bild von der Entwicklung der Pflanzen am 3. bzw. am 20. März.

Die Pflanzen in vollständiger Nährlösung (a) entwickeln sich normal und sind, bei fortschreitender Kulturdauer stets hervorstechender, überaus kräftig ausgebildet und bei weitem am größten und massigsten von der ganzen Reihe. Die Blätter sind sattgrün, zur Zeit der zweiten Aufnahme (Fig. 3) sind an jeder Pflanze vier voll entwickelt.

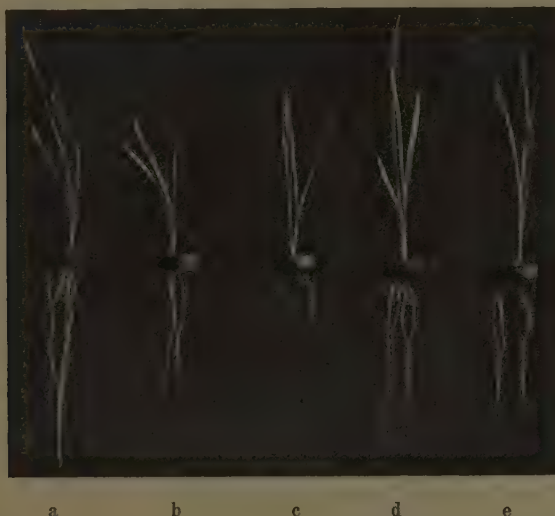


Fig. 2. 18 Tage alte Haferpflanzen, a) in vollständiger Nährlösung, b) mit Ausschluß des Kaliums (durch Kalzium ersetzt), c) mit Ausschluß des Kalziums (durch Kalium ersetzt), d) mit Ausschluß des Magnesiums (durch Kalzium ersetzt) und e) ohne Eisen kultiviert.

Die Wurzeln haben zu dieser Zeit eine Länge von etwa 30—35 cm erreicht und sind sehr reich mit langen Seitenwurzeln versehen. Wurzelhaare sind auf der ganzen Länge der Wurzeln vorhanden und erreichen eine Länge von 1,5—2,0 mm.

Die Kalimangelpflanzen (b) unterscheiden sich in den ersten Tagen nicht besonders von den voll ernährten, später treten an Sproß und Wurzeln charakteristische Unterschiede zu diesen hervor. Die Blätter bekommen von der Spitze abwärts trockene braune Flecken, welken und vertrocknen schließlich ganz bis zur Basis. Die Pflanzen stellen bald ihr Wachstum ein; die Fig. 2b und 3b geben davon eine

Vorstellung. In 3b hat die eine Pflanze (von der zweiten sind die Blätter bereits abgestorben und hängen hintüber) zwar noch ein drittes Blatt entwickelt, sie ist aber sonst nicht mehr weiter gewachsen. Ein charakteristisches Aussehen besitzen die Wurzeln (Fig. 2b). Sie sind schneeweiß, opak, fadenförmig und entwickeln nur einige Seitenwurzeln



Fig. 3. Dieselben Kulturen wie in Fig. 2 und in derselben Reihenfolge, 29 Tage alt.

von 2—3 mm Länge auf einer 1—2 cm langen Zone am obersten Teil der Hauptwurzeln. Anlagen von Seitenwurzeln, die aber meist die Rinde nicht durchbrechen, lassen sich in relativ großer Anzahl bis unterhalb der Mitte der Hauptwurzeln verfolgen. Wurzelhaare sind auf der ganzen Länge der Wurzeln vorhanden, stehen überaus dicht und erreichen eine Länge von etwa 2 bis zu 3 mm.

Bei Kalkmangel (c) ergibt sich ein ganz anderes Bild. Das Sproßwachstum ist zwar auch gehemmt, doch (Fig. 2c und 3c) in viel geringerem Maße als bei Kalimangel. Die Blätter zeigen anfangs normales

Aussehen, wenn auch bei weitem nicht das üppige der Vollkultur. Mit zunehmendem Alter treten an den älteren zuerst rotbraune Streifen und Flecken auf. Das Wurzelwachstum ist überaus stark gehemmt. Die Hauptwurzeln sind knotig verkrümmt und stellen sehr bald ihr Wachstum ein, so daß sie nur eine geringe Länge erreichen (in Fig. 2c etwa bis 5 cm lang). Seitenwurzeln sind reichlich vorhanden und bis nahe an die Vegetationspunkte der Hauptwurzeln heran angelegt. Die Wurzeln sind nicht von weißer Farbe wie bei a) oder b), sondern

bräunlich; die glasig durchsichtige Rinde läßt den Zentralzylinder durchschimmern. Wurzelhaare sind anfangs vereinzelt vorhanden, später fehlen sie völlig.

Der Mangel des Mg äußert sich erst nach etwas längerer Zeit als der des K oder des Ca, und dann besonders am Sproß bzw. den Blättern. Die älteren Blätter bekommen, meist auf ihrer ganzen Länge gleichzeitig, braunrote Längsstreifen an den Rändern, die langsam bis zur Mittelrippe übergreifen. Ein gleichzeitiges Welken oder Vertrocknen ist damit meistens noch nicht verbunden, es tritt erst später ein. Die Pflanzen haben in der Regel etwas schlafferes Aussehen und bleiben im Wachstum zurück (Fig. 3 d, 5). Die Wurzeln ähneln, abgesehen von geringerer Ausbildung, qualitativ sehr weitgehend der Vollkultur.

Um das Eisen aus der Nährlösung auszuschließen, wurde es nicht nur einfach aus dem Salzgemisch fortgelassen, sondern diesem, wie schon erwähnt und worauf noch zurückzukommen sein wird, auch eine besondere Zusammensetzung gegeben. Die Pflanzen gediehen gut (Fig. 2 e, 3 e), wenn auch nicht so wie die in vollständiger Nährlösung, das zweite Blatt zeigte meist leichte Gelbfärbung, vom dritten ab waren alle rein chlorotisch, was auch auf Fig. 3 e etwas hervortritt. Die Wurzeln (Fig. 2 e) sind schneeweiß, zeigen fast auf ihrer ganzen Länge reichlich Seitenwurzeln, dagegen sehr spärliche und sehr kurze Wurzelhaare. In ihrem Wachstum bleiben sie nach längerer Zeit weit zurück.

Von diesem zweiten Versuch wurden am 5. März von den Pflanzen in vollständiger, in K-freier und in Ca-freier Nährlösung Wurzelspitzen in Juelschem Gemisch fixiert, eingebettet und geschnitten ($10\ \mu$) und mit Eisenalaun-Hämotoxylin gefärbt. Die Behandlung der Objekte bei Fixierung und Färbung war genau gleich. Nach diesen Präparaten und nach früher von anderen Kulturen schon hergestellten muß ich gestehen, daß es nicht leicht ist, im einzelnen besondere Unterschiede zwischen den in verschiedenen Lösungen gewachsenen Wurzeln festzustellen. Mit einiger Sicherheit kann ich im großen und ganzen jedoch sagen, daß die Färbung von Plasma und Kernen in den Zellen der Wurzelspitzen bei Kalimangel blasser, bei Kalkmangel wesentlich intensiver ausfällt als bei normalen Pflanzen. Außerdem zeigen bei Kalimangel die meristematischen Zellen sehr viele Vakuolen neben anscheinend geringerem Plasmagehalt, während für die Ca-freien das Gegenteil gelten dürfte. Bedeutende Unterschiede weist die Länge des gesamten Meristems der Wurzelspitzen auf. Die Längen bei vollständiger Nährlösung, K- und Ca-Mangel verhalten sich ungefähr wie $1 : \frac{2}{3} : \frac{2}{5}$.

Bei Ca-Mangel enthielten die Rindenparenchymzellen hinter dem Teilungsgewebe der Wurzelspitze sehr häufig Kristalldrüsen (Kalziumoxalat?). Über die zytologischen Verhältnisse kann ich nichts weiter aussagen; Beobachtungen ähnlich denen von Sorokin und Sommer konnte ich nicht machen.

Aus diesen Beobachtungen besondere Schlüsse zu ziehen, erscheint mir verfrüht. Doch darf man wohl mit allem Vorbehalt zugeben, daß bei K-Mangel durch die vorherrschende Ca-Wirkung das Mizellargefüge der Zellkolloide gegenüber dem Normalfall verändert ist und daß sich noch ein besonderer ausgesprochener Gegensatz zu der Ca-mangelnden, d. h. K-überfütterten Pflanze ergibt.

3. Versuch. *Callisia repens* in derselben Weise kultiviert wie Hafer im 2. Versuch. Stecklinge mit drei Blättern unbewurzelt in die

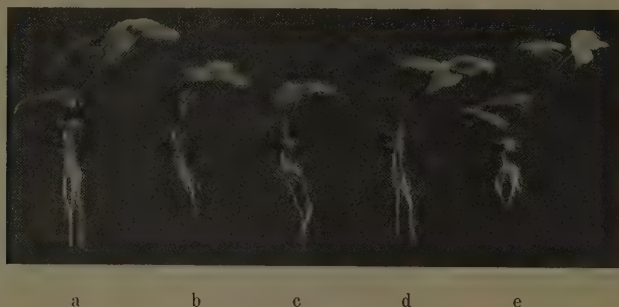


Fig. 4. Stecklinge von *Callisia repens*, 21 Tage alt, in denselben Nährlösungen und derselben Reihenfolge wie die Haferpflanzen in Fig. 2.

Nährlösungen gesetzt. Fig. 4 zeigt die Kulturen 3 Wochen alt. Die p_H -Werte zur Zeit der Aufnahme lagen ungefähr für a) bei 5,5; b) 5,0; c) 6,0; d) 5,0—5,5; e) 7,0. Die Sprosse zeigen noch keine qualitativen Unterschiede, diese machen sich erst später bemerkbar. Nur die eisenfreie Pflanze (Fig. 4 e) läßt deutlich den Eintritt der Chlorose in den jüngsten Blättern, die gelblichweiß gefärbt sind, erkennen. Die aus dem untersten Knoten hervorbrechenden Adventivwurzeln zeigen ein ungefähr gleiches Verhalten und Aussehen wie die Wurzeln der analogen Haferkulturen, nur noch nicht in der Schärfe ausgeprägt wie bei diesen. Eine ähnliche Kulturreihe von mehrere Monate alten Pflanzen sei nachstehend noch kurz geschildert. Uns interessieren hier nur die K- und die Fe-mangelnde Pflanze im Verhältnis zur Vollkultur. Die Pflanze in kompletter Nährlösung zeigt ein üppiges Wachstum. In den

Blattachseln der ständig weiterwachsenden Hauptachse bilden sich, akropetal fortschreitend, Seitenachsen. Die Blätter der Hauptachse bleiben von den untersten angefangen, auch wenn diese oft vergilben, turgeszent. Anders bei Kalimangel; hier wächst zwar die Hauptachse kontinuierlich weiter, bildet jedoch in der Regel keine oder nur vereinzelt Seitenachsen aus, die Blätter vergilben und vertrocknen in akropetaler Folge, so daß nur die jüngsten jeweils turgeszent und grün bleiben. Bei Eisenmangel sind Achse und Blätter rein chlorotisch. Sie fühlen sich merkwürdig hart und brüchig an und zeigen noch eine Eigenheit darin, daß chlorotische Stecklinge, die man von ihnen macht, in Leitungswasser gesetzt, sich meistens nicht bewurzeln, sondern verfaulen, was bei gesunden Pflanzen fast niemals der Fall ist.

4. Versuch. Hafer bei Mg-Mangel (Fig. 5); in dem einen Falle (b) wurde das Magnesiumsulfat des normalen Nährstoffgemisches wie sonst durch die gleiche Menge CaSO_4 ersetzt, im zweiten Falle (c) durch K_2SO_4 . Kultur vom 3. bis 28. März 1933. Die pH -Werte lagen a) bei 6,5; b) 6,0; c) 6,0. Die vollernährten Pflanzen entwickeln sich normal; die Blätter der Mg-mangelnden zeigten die schon geschilderten braunroten Verfärbungen und

Schäden, und zwar die Kultur b mit CaSO_4 bedeutend stärker als die mit K_2SO_4 (c). Jene bleibt auch im Sproßwachstum fortlaufend stärker zurück als diese. Die Wurzeln hatten in allen Kulturen schneeweiße Farbe. Charakteristisch war ihre Gestalt, wie aus Fig. 5 deutlich hervorgeht. Die Wurzeln der Pflanzen mit Kalziumsulfat waren fadenförmig und zeigten nur im oberen Teil Seitenwurzeln, weiter gegen die Spitze zu waren diese nur als punktförmige Anlagen sichtbar. Die Wurzelhaare sind viel länger (2—2,5 mm) und dichter an den Wurzeln vorhanden als

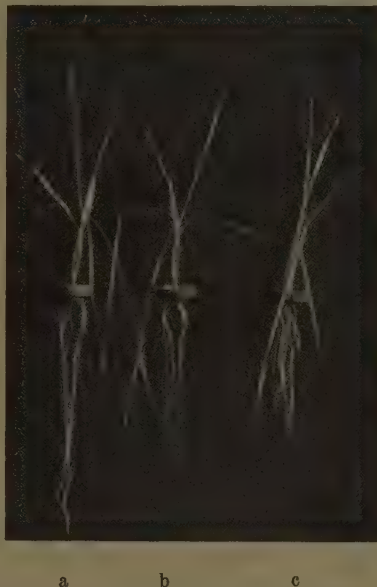


Fig. 5. 20 Tage alte Haferpflanzen, a) in vollständiger Nährlösung, b) und c) mit Ausschluß des Magnesiums; in b) das Magnesium durch Kalzium, in c) durch Kalium ersetzt.

bei der Vollkultur. Anders die Pflanzen, in deren Nährlösung das Magnesiumsulfat durch Kaliumsulfat ersetzt worden war. Hier sind die Hauptwurzeln kürzer, knotig verkrümmt und bis nahe an die Wurzelspitze heran reich mit langen Seitenwurzeln besetzt. Wurzelhaare sind nur stellenweise angedeutet, bis etwa 1,5 mm lang, sehr schütter, auf ganze Strecken völlig fehlend.

Diese beiden Mg-Mangelkulturen stellen bezüglich der Wurzelbildung genaue Seitenstücke zu den K- und Ca-Mangelkulturen des 2. Versuches dar. Wurden dort das K, hier das Mg durch Ca ersetzt, so zeigen die Wurzeln die schon erwähnte nur geringe Verzweigung, dagegen die reiche Behaarung; wurden hingegen dort das Ca, hier das Mg durch K ersetzt, so erfolgt bei merkwürdiger Verkrümmung der Wurzeln reiche Seitenwurzelbildung, wogegen Wurzelhaare kaum vorhanden sind. Man kann also sagen, daß in beiden Fällen diese merkwürdigen Veränderungen der Wurzeln hauptsächlich die Folgen spezifischer Wirkungen der im Überschuß vorhandenen Ca- bzw. K-Ionen darstellen.

5. Versuch. Einer etwas näheren Betrachtung der Chlorose sollten dieser und die folgenden Versuche dienen. Hafer in gleicher Nährlösung wie e) im 2. Versuch (a), dann dieselbe + 1 Tropfen offizineller Ferrichloridlösung auf das 300 ccm fassende Kulturgefäß (b) und drittens dieselbe mit gleichem Zusatz von Ferrichlorid, jedoch mit H_2SO_4 angesäuert auf $\text{pH} = 5,5$ (c). Der pH von a) betrug etwa 8,0, von b) 7,5. Kultur vom 3.—26. März 1933.

Die Wurzeln der drei Kulturen glichen denen von Fig. 2 e; qualitativ waren sie untereinander nicht verschieden, nur in der Größe bzw. Länge überragen sie die der saueren Kultur c). Charakteristisch dagegen die Unterschiede an den Blättern gegen Ende des Versuches. Die Kultur a) zeigte reine Chlorose. Die Kultur b) war ebenfalls chlorotisch, wenn auch nicht ganz von der Intensität wie a). Die Pflanzen der Kultur c) dagegen waren im allgemeinen sattgrün gefärbt, üppiger entwickelt als die beiden anderen, und nur die Spitzen der jüngeren Blätter zeigten leichte chlorotische Gelbfärbung. Eine kurze Erörterung dieser Ergebnisse soll in der Zusammenfassung erfolgen.

6. Versuch. Hafer in v. d. Cronescher Nährlösung a) unter Weglassung des Eisenphosphates und b) mit Eisenphosphat und einer Zugabe von 0,25 CaCO_3 . Der pH von a) lag bei 6,0, der von b) bei 7,5. Vom 2.—25. März 1933.

Am 20. März zeigten die Pflanzen der Kultur a) beim 3. und 2. Blatt reine Chlorose. Die der Kultur b) hatten zwar gelbliche Farbe, waren aber nicht völlig ausgesprochen chlorotisch. Am selben Tage wurde der Kultur a) ein Tropfen Ferrichloridlösung zugesetzt. 4 Tage später waren die Pflanzen in a) vollständig ergrünt, die in b) zeigten unverändert schwache Chlorose.

7. Versuch. Hafer in Nährlösung mit dem Salzgemisch nach Pfeiffer (vgl. Schmalfuß 1932). Die Nährlösung hatte folgende Bestandteile in 1 l H_2O : NH_4NO_3 0,4 g; CaHPO_4 0,65 g; K_2SO_4 0,83 g; MgSO_4 0,20 g; CaCO_3 0,30 g; NaCl 0,05 g; FeSO_4 0,01 g. Es wurden zwei Kulturen angesetzt: a) mit Pfeifferscher Lösung ohne Zugabe (p_{H} etwa = 7,0); b) mit derselben Lösung durch H_2SO_4 angesäuert auf p_{H} = 5,5. Die Pflanzen standen vom 4.—26. März. Gegen Ende des Versuches zeigten sich folgende Unterschiede zwischen den beiden Kulturen: Die Pflanzen von a) boten das charakteristische Bild einer nicht übermäßigen Chlorose; die gleiche Erscheinung hatte ich schon gelegentlich früheren Arbeitens mit dieser Nährlösung beobachtet (l. c.). Die Pflanzen von b) waren in Sproß und Wurzeln viel kräftiger entwickelt, waren aber auch schwach chlorotisch.

III. Besprechung der Ergebnisse.

In den vorstehenden geschilderten Untersuchungen wurden einige formative Wirkungen der für die Pflanze wichtigen Metallionen, insbesondere des K' und des Ca'' , auf höhere Pflanzen verfolgt und die Erscheinung der Chlorose bezüglich ihres Auftretens etwas näher untersucht.

An Kulturen in Einzelsalzlösungen wurde die bekannte Tatsache bestätigt, daß Alkalisalze (K' , Na') und das Mg'' starke Giftwirkungen auf die Wurzeln ausüben, das Ca'' dagegen die Bildung von Wurzeln begünstigt und diese auch gesund erhält. Auffallend blieb die Tatsache, daß sowohl durch das Kaliumsalz wie durch das Kalziumsalz das Sproßwachstum bei *Callisia* begünstigt wird trotz gegenteiliger Einwirkung der beiden Ionen auf die Wurzelbildung.

An Kulturen in balancierten Nährlösungen wurden die Veränderungen studiert, die der Mangel gewisser, bzw. der Überschuß der an deren Stelle gebotenen Metallionen hervorruft. Die Mangelerscheinungen am Sproß bei K-, Mg- und Ca-Hunger wurden beschrieben. An den Wurzeln machen sich besonders die formativen Einflüsse der Ionen bemerkbar, die in Mangelkulturen die Stelle der normalerweise gebotenen ersetzen. Insbesondere gilt das für das Kalium und das

Kalzium. Kalimangel (Ca-Überschuß) begünstigt gute Ausbildung der Hauptwurzeln, besonders üppiges Auftreten von Wurzelhaaren, unterbindet aber die Bildung (nicht jedoch die Anlage) von Seitenwurzeln. Umgekehrt Kalkmangel (K-Überschuß): Die Wurzeln werden knotig verkrümmt, das Wachstum der Hauptwurzeln erlischt nach kurzer Zeit, es bilden sich reichlich Seitenwurzeln, Wurzelhaare fehlen meist völlig.

Betrachtet man bei diesen Kulturen die jeweilige relative Ausbildung des Wurzel- und Sproßsystems derselben Pflanze (vgl. Fig. 2a—c, 3a—c), so wird das Mißverhältnis bei den Mangelpflanzen gegenüber den vollernährten sofort deutlich. Bei Kalimangel steht einem verzweigten Sproß eine durch die Wurzelhaarbildung ungeheuer vermehrte Absorptionsfläche der Wurzeln entgegen; bei Kalkmangel dagegen einem verhältnismäßig gut ausgebildetem Sproß ein verzweigtes und außerdem in seiner Oberfläche durch die mangelnden Wurzelhaare sehr wesentlich reduziertes Wurzelsystem. Daß diese Tatsachen bei der Aufnahme von Wasser und Salzen durch die Wurzeln, sowie auf Verbrauch und Anhäufung dieser oder ihrer Umwandlungsprodukte in den Blättern von Einfluß sind, kann wohl keinem Zweifel unterliegen. Ebenso wahrscheinlich ist es, daß wir in diesen morphologischen Veränderungen unter der Einwirkung bestimmter Ionen gewisse Regulationen des pflanzlichen Organismus gegenüber Einflüssen der Außenwelt zu erblicken haben.

Daß es hauptsächlich die K- und die Ca-Salze sind, die diese morphogenen Einflüsse zeigen, geht auch sehr schön aus dem 4. Versuch (Fig. 5) hervor (Hafer bei Mg-Mangel). Das Magnesiumsulfat wurde hier einmal durch das Ca-Salz, das andere Mal durch das K-Salz ersetzt. Bei Ersatz durch CaSO_4 gleichen die Wurzeln fast genau denen bei K-Mangel, also großer Ca-Gabe, im 2. Versuch (Fig. 2b); bei Ersatz durch K_2SO_4 denen bei Ca-Mangel, also großer K-Gabe (Fig. 2c).

Einige besondere Bemerkungen erfordert noch die Frage der Eisenchlorose. Ich kann mich von Literaturhinweisen hier auf die Betrachtungen Beneckes und die Arbeiten von Mevius bescheiden, deren Anschauungen ich mich völlig anschließen muß. Maßgebend für das Auftreten der charakteristischen Eisenchlorose sind, unter äußeren Kulturbedingungen wie in meinen Versuchen, demnach drei Faktoren: 1. Leicht lösliche Phosphate in der Nährlösung; 2. alkalische Reaktion dieser und 3. vielleicht ein Überschuß von Ca-Ionen im Substrat. Alle diese Faktoren aber wirken nur indirekt, indem sie die Löslichkeit der anorganischen Eisensalze in der Nährlösung herabsetzen (Phosphate)

oder das Eisen in für die Pflanze nicht aufnehmbare Verbindungen überführen (OH-Ionen), oder möglicherweise auch die Aufnahmefähigkeit der Plasmakolloide für Fe-Ionen vermindern (Ca''). Will man im Vegetationsversuch reine Chlorose hervorbringen, so ist es von Vorteil, nicht nur einfach das Eisensalz aus der Nährlösung fortzulassen, sondern auch, um die Aufnahme jeder etwa vorhandenen Spur von Fe zu unterbinden, die Wirksamkeit der eben erwähnten chlorosefördernden drei Faktoren zu kombinieren, wie ich es in meinen Versuchen mit bestem Erfolge unternommen habe.

Im 5. Versuch, wo diese Kombination z. B. verwirklicht wurde, zeigte sich, wie wesentlich die alkalische Reaktion des Mediums für den Eintritt der Chlorose ist. Bei schwach saurer Reaktion tritt diese nicht auf, oder nur schwach; hier muß sie wohl auf die durch das primäre Kaliumphosphat zurückgedrängte Löslichkeit des Eisensalzes zurückgeführt werden. Aus diesem und den übrigen Chloroseversuchen geht übrigens auch ohne weiteres hervor, daß bei Vorhandensein eines, am besten aller drei dieser chlorosefördernden Faktoren die Anwesenheit eines Eisensalzes in der Nährlösung fast ohne Bedeutung ist; es vermag unter diesen obwaltenden Umständen die Chlorose nicht zu verhindern oder zu heilen.

Im 6. Versuch wurde der v. d. Cronaschen Nährlösung zur Alkalisierung CaCO_3 hinzugesetzt. Der Erfolg war eine mittelmäßige Chlorose, die ich an Hafer in der normalen Lösung niemals sonst beobachten konnte. Auch hier wird die an sich schon nicht beträchtliche Löslichkeit des Eisenphosphates durch Abnahme der H' -Konzentration vermindert und damit die Versorgung der Pflanze mit Eisen gefährdet.

Den 7. Versuch führte ich nur an, weil ich früher das Pfeiffersche Salzgemisch in Nährlösungen verwendet habe. Diese Nährlösung hat neutrale Reaktion und ruft leicht Chlorose hervor. Säuert man sie an, so treten trotzdem nicht völlig chlorosefreie Pflanzen auf. Auch hier wird diese Erscheinung auf das Kalziumphosphat zurückzuführen sein, das die Löslichkeit und die Aufnehmbarkeit des Eisensalzes verhindert.

Aus dem Dargestellten wird verständlich, daß man von „Phosphat“- oder „Kalk“-Chlorose nur indirekt reden kann, nämlich insofern leicht lösliche Phosphate oder Kalk nur die Bedingungen im Substrat hervorrufen, unter denen Eisen für die Pflanze nicht aufnehmbar ist, nämlich dann, wenn es nicht molekular gelöst oder nicht in Form von Ionen vorhanden ist.

Meinem ehemaligen Chef, Herr Prof. Dr. P. Claussen, Direktor des botanischen Instituts der Universität Marburg, danke ich bestens für die Überlassung der Institutsmittel. Für die Herstellung der Photographien möchte ich Herrn Laboratoriumsgehilfen G. Werner auch hier nochmals meinen herzlichsten Dank sagen.

Berlin, im April 1933.

Literatur.

- Benecke, W., Zeitschr. f. Bot. **1**, 1909.
Hansteen-Cranner, B., Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. **47**, 1910; **53**, 1914.
Kisser, J., Planta **3**, 1927.
Mevius, W., Zeitschr. f. Bot. **16**, 1924; Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. **66**, 1927; Planta **6**, 1928.
Molisch, H., Die Pflanze in ihren Beziehungen zum Eisen. Jena 1892.
Schmalfuß, K., Phytopathol. Zeitschr. **5**, 1932.
Sorokin, H. und Sommer, A. L., Americ. Journ. of Bot. **16**, 1929.
Uspenski, E. E., Eisen als Faktor für die Verbreitung niederer Wasserpflanzen. Pflanzenforschung, H. **9**, Jena 1927.
-

Die Verpilzung aërophiler Algen. Zum Flechtenproblem.

Von **Günther Schmid**, Halle a. d. S.

Mit 9 Abbildungen im Text.

I.

Zunächst möchte ich zeigen, daß alle grünen Algenüberzüge an Baumstämmen, soweit sie für Wasser in dem früher angeführten Sinne unbenetzbar sind (Schmid), und soweit ich sie darauf prüfte, einzellige Algen mit Pilzhypphen darstellen. Die Tatsache war bisher unbekannt, zum mindesten ihre Allgemeingültigkeit und die außerordentliche Verbreitung der Erscheinung. Das Übersehen hängt damit zusammen, daß ohne geeignete Färbemittel der Pilz schlecht bemerkt werden kann und selbst durch eine besonders darauf gerichtete Aufmerksamkeit dem Beobachter häufig entgeht. Die Dinge werden erst durch die Anwendung von Neutralrot richtig erkannt. Dieser lebende Zellen sonst schnell und markant rötende Farbstoff färbt die hier in Frage stehenden Algenzellen merkwürdigerweise nicht an, sofern diese lebendig sind. Andererseits tingiert er die Pilzhypphen kräftig rot. So kommt das eindrucksvolle mikroskopische Bild zustande: Zwischen den leuchtend grünen Algen ziehen sich die tiefrot gefärbten Pilzhypphen hin, freie, in langen und langzelligen Fäden, die Algen kaum berührend, andere in kurzen, hin- und hergewundenen, kurzzelligen Hypphen, mit den Algen verwachsen oder sie umgreifend, Algenester durchziehend oder sie mit Verzweigungen durchspinnend. Das Neutralrot entscheidet noch über eine andere Frage. Es läßt unzweideutig die sonst kaum auffälligen, leicht übersehbaren toten Algenzellen herausfinden, denn diese färben sich ebenso sofort rot an. Die Methodik ist sehr einfach. Man bringt eine kleine Menge der pulverigen Algenmasse auf den Objektträger in einen Tropfen 0,001—0,05% Neutralrotlösung und legt das Deckglas auf, indem man es — zwecks Auseinandertreibens der Algenzellen und Verdrängung adhärierender Luft — leicht über dem Algenhäufchen hin- und herbewegt.

Das abweichende Verhalten unserer Algen zum Neutralrot ist unbekannt, wie auch das damit zu erzielende Ergebnis. Ich gebe aus dem Protokoll einen Beobachtungsbefund wieder:

Im Juni, bei regnerischem Wetter, untersuchte ich einen schattig stehenden, grünbeschlagenen Stamm von *Fagus silvatica* in dem großen Buchenwalde bei Lechlum zwischen Braunschweig und Wolfenbüttel. Der Stamm zeigte eine ausgeprägte, vom Regen herrührende Ablaufspur, wodurch das Periderm dunkel verfärbt war. Dieser Streifen war frei von Algen, sonst aber der Stamm in den unteren Partien mehr oder weniger grün belegt. Ökologisch gehörten die Algen der unbenetzbaren Gruppe (vgl. Schmid) zu. Der Stamm wurde in 1,20 m Höhe, wo er 112 cm Umfang hatte, in 12 vertikale Abschnitte zerlegt. Abschnitt 1, als die Zone des Schaftablaufs, war 13 cm, die anderen Abschnitte waren je 9 cm breit gewählt worden. Aus jedem Abschnitt wurden durch Abschaben des Algenüberzuges bzw. des Periderms Proben entnommen. Die mikroskopische Durchmusterung ergab, daß die Algen verpilzt sind, daß andererseits ein beträchtlicher Teil der Algenzellen sich als Nekriden, absterbende oder geschädigte Zellen erweisen:

1. Abschnitt. Frei von Algen. Jedoch unmittelbar am Rande, d. h. die Abschnitte 2 und 12 begrenzend, besonders leuchtend grüne Längsstreifen von 1–20 mm Breite. Hier Algenzellen mit Pilzhypen. Viele tote Algenzellen, deren Zahl in der Probe diejenige der lebendigen überwiegt.

2. und 3. Abschnitt. Algenbelag auf der Rinde gering. Algenzellen und Pilzhypen. Es scheinen etwas mehr lebende als tote Algen vorhanden zu sein.

4.–8. Abschnitt. Algenbelag auf der Rinde stark. Das Bild der Algen und Pilze wie oben. Zuweilen Zahl der grünen Zellen bedeutend überwiegend, zuweilen Haufen toter Algenzellen. Manchmal dem Augenschein nach das statistische Verhältnis wie im 1. Abschnitt. Auffällig viel kurzgliedrige Hypen.

9. Abschnitt. Geringer Algenbelag auf der Rinde. Algenbild wie vorher. Hypen häufig kurzgliedrig.

10.–12. Abschnitt. Beinahe gar kein Algenbelag. Der Stamm erscheint hier völlig trocken. Nur hier und da wenig grüner Überzug, aus dem die Proben das gewohnte Bild zeigen.

Wo ich auch immer nichtbenetzbare grüne Algenüberzüge an Baumstämmen geprüft habe, diese Kolonien beherbergen stets Pilzhypen, und zwar nicht in einem zufälligen Sinne. Sie treten mit den Algen in Kontakt. Nicht so, daß etwa jede Algenzelle mit dem Pilz zu tun hätte: der Pilz ist der Masse nach außerordentlich unterlegen. Der Algenbelag bleibt daher krümelig oder pulverig und zerfällt entsprechend leicht, wenn man ihn von der Unterlage abnimmt. Er ist ferner immer durch das Vorhandensein zahlloser Nekriden charakterisiert. Ich nenne weitere Standorte, an denen ich Prüfungen vorgenommen habe: Braunschweig (Straßenbäume von *Aesculus*), Kassel (*Acer*), Kyffhäuser (*Fagus*), Saaletal bei Naumburg (Wald mit *Fagus*), Halle (Stämme von *Acer*, *Aesculus*, *Robinia*, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Quercus*), Selketal im Harz (*Sorbus*), Greifswald i. Pommern (*Ulmus*, *Aesculus*,

Fagus, Castanea), St. Peter i. Riesengebirge (Sorbus); also zum Teil weit auseinander liegende Standorte Mittel- und Norddeutschlands. Die Jahreszeit spielt bei der Untersuchung keine Rolle.

Wünschenswert wäre es, die systematische Zugehörigkeit der Algen und Pilze festzulegen. Bei den Algen besteht die bekannte Schwierigkeit; die Bestimmung des Pilzes erscheint zur Zeit unmöglich. Hinsichtlich der Algen habe ich mich bemüht, diejenigen Formen zu ermitteln, die immer wiederkehren, die ökologisch als charakteristisch anzusehen sind. Es handelt sich um *Pleurococcus vulgaris* (Greville) Meneghini im Brandschen Sinne und den neuerdings von Brand durch besonderes Färbeverhalten erkannten *Apatococcus vulgaris* Brand. Generelle Bemerkungen beziehen sich im folgenden fast immer auf *Pleurococcus vulgaris*, zumeist aus Material an Baumstämmen des botanischen Gartens in Halle. Überhaupt scheint diese Alge im Stadtgebiet Halle sehr häufig zu sein, entgegen der Mitteilung Brands, der sie als die seltenere unter den proto-pleurococcoiden Formen aerophiler Grünalgenanflüge bezeichnet. Allerdings sind Brands Standorte süddeutsche Mittelgebirge und die Alpen. Brand hat, wie es scheint, nur bei *Apatococcus* Pilzhyphen gesehen; jedenfalls spricht er nur hier gelegentlich von „beigeselltem Pilzmyzel“ (S. 349), das einzelne Zellen oder kleine Zellgruppen umspinnen kann, ohne einen Flechtenthallus herbeizuführen. Ich selbst habe ein unterschiedliches Verhalten zwischen *Pleurococcus* und *Apatococcus* Pilzhyphen gegenüber nicht bemerken können. Auch scheint innerhalb Halles *Apatococcus* wenig vertreten zu sein. Ebenso wenig stimmt die Lage der Standorte mit der bei Brand bezeichneten überein. Nach den Angaben dieses vorzüglichen Algologen ist *Apatococcus* als die vollkommenst angepasste Luftalge anzusehen, zugleich als der Hauptrepräsentant der grünen Anflüge, welche an Stämmen in einiger Höhe über dem Erdboden gefunden werden. Sie nimmt dabei — so Brand — die höchsten Plätze ein, als ein Vertreter der „Oligoatmophyten“, *Pleurococcus*, als „Polyatmophyt“, die unteren (jedoch nicht die untersten, hier *Prasiola*, *Ulothrix* usw.). Die besonders pulverige Beschaffenheit der *Apatococcus*lager (S. 349) kann ich bestätigen. Ein charakteristischer Standort bei Halle (Peißnitzinsel), frischgrüner starker Beschlag auf Eichenborke, fand sich indes z. B. in einem Abschnitt von nur etwa $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ m über dem Boden, zumal bei schattiger Lage (im Juli!), während nicht weit davon entfernt, weniger schattig, *Pleurococcus* an einem Ulmenstamm in etwa $1\frac{1}{2}$ m Höhe üppige Überzüge bildete.

Brands Erkennungszeichen für *Apatococcus* ist ein „Zentralkranz“ aus Körnchen, der nicht nur an erwachsenen, sondern auch an jungen Zellen bis zu 5μ Durchmesser herab zu beobachten ist. Das Mittel zur Sichtbarmachung ist 0,5% Brillantblaulösung, die jenen Kranz um die helle „Zentralvakuole“ in Gestalt rötlich-violetter, bei längerer Tinktion dunkelblauer Körnchen in Erscheinung treten läßt. Die Wirksamkeit dieses Mittels (Brand bezeichnet es als den Schlüssel zum *Pleurococcus*problem) kann ich bestätigen. Doch versagt es zuweilen, wie auch Brand (S. 292, 352) angibt: längere Wasserkultur oder Kultur in sehr feuchter Luft, andauerndes Regenwetter beeinflussen ungünstig. Auch übermäßige Trockenheit scheint ähnlich zu wirken. Hier ist dann Nachfärben bis zu einer Stunde (längere Dauer wirkt giftig) nötig, um den Körnerkranz sichtbar zu machen. Möglicherweise ist Neutralrot, das Brand anscheinend kaum benutzt hat, besser geeignet. Jedenfalls erzielte ich das Bild des Zentralkranzes mit diesem Farbstoff ohne Schwierigkeit fast sofort, wenn Brillantblau — in einem nicht erneuerten Tropfen — z. B. nach $\frac{1}{4}$, $\frac{3}{4}$ Stunde, 2 Stunden Einwirkung ohne Erfolg war.

Apatococcus verhält sich gegenüber Neutralrot (0,001—0,05%) folgendermaßen: In kurzem erfahren die Zellen einen rötlichbräunlichen Schimmer, ohne daß zunächst die Körnchen selber erkannt werden können¹⁾. Alsdann tauchen diese rot gefärbt und kreisförmig geordnet fast in jeder Zelle auf. Daneben gibt es rote Körnchen an der Peripherie des Inhaltes, einige sind hin und wieder ohne Regel anzutreffen. Die roten Körnchen sind auch vorhanden, wenn Pilzhypen die Algenzellen umschlingen. Im übrigen bleibt bei Sofortfärbung der übrige Zellraum ungefärbt. Anders bei geschrumpften, abgestorbenen Individuen: deren Inhalt rötet sich augenblicklich kräftig in der charakteristischen Weise. Auch habe ich partielle Tinktionen, bei äußerlich intakten Algenzellen, einige Male gesehen.

Der Pilz (die Pilze?) kann einstweilen nicht bestimmt werden, da er in Kulturen nicht zur Fruchtkörperbildung gebracht werden konnte. Im Material des Standortes beobachtet man zumeist stark hin- und hergekrümmte, verzweigte, hellbräunlich derbwandige, septierte Hyphenfäden. Es scheint hinsichtlich ihrer Ausbildung eine Beziehung zu den Algenzellen zu bestehen. Innerhalb der Algenhaufen, wo sie, wie schon oben bemerkt, Zellen und Zellengruppen umspinnen, sind die Zellen durchweg kurz, nur 2—4 μ lang, manchmal gemmenartig entwickelt;

1) Zuweilen sind allerdings die Körnchen, wenn auch nur einzeln, schon vorher ohne Färbung herauszufinden.

außerhalb strahlen ungekrümmte, langzellige Hyphen hervor, deren Zellen 6,5 bis etwa 12,5 μ , zumeist 10 μ messen. Die Hyphenbreite schwankt zwischen 1 und 4 μ . Der Pilz bildet Konidien. Doch ist deren Zusammenhang mit den Hyphen und ihre Entstehung am Material aus dem Freien schwer zu beobachten. Von Erfolg waren Kulturen in feuchter Luft auf Deckgläsern über 6,1 % Schwefelsäure, welche verhindert, daß die relative Luftfeuchtigkeit unter 97 % herabsinkt. Andere

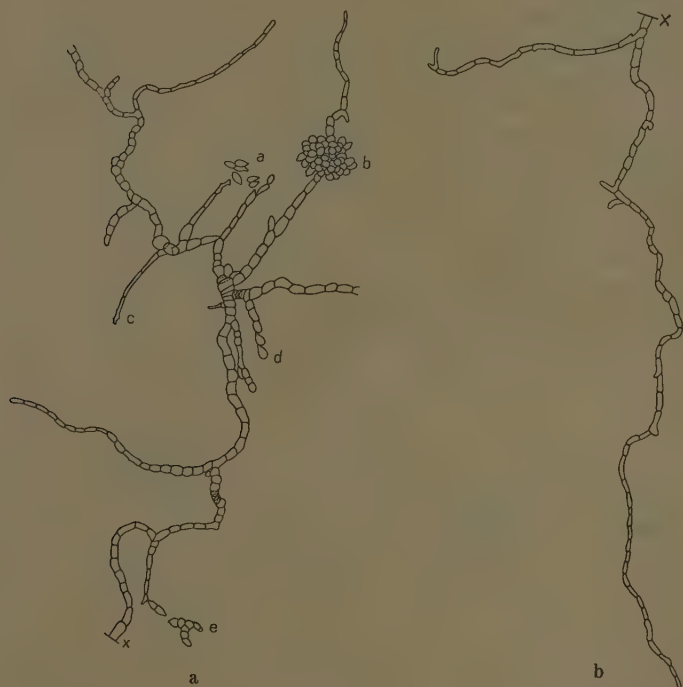


Fig. 1.

Feuchtigkeitsverhältnisse (es wurden in Abstufungen 98—0 % Schwefelsäure in 1,6 l-Glasgefäßen ausprobiert) erwiesen sich ungünstig. Kleine Algenkrümel, die Hyphen und abgeworfene Konidien führten, wurden, frisch von draußen entnommen, zu diesem Zweck auf sterilisierten Deckgläschen mit sterilem Regenwasser, welches alsdann verdunstete, angeheftet, die Deckgläser gewendet und auf Glasringen mit Vaseline befestigt; das Ganze ward in jenem feuchten Raum zweckmäßig untergebracht. Die Glasringe sind leicht zu handhaben, insbesondere zum

Mikroskopieren des auf der Deckglasunterseite haftenden Materials. In den mit Regenwasser bereiteten Algenproben erzielte ich häufiger Wachstum des Pilzes, in Borkeabkochungen und Malzextraktverdünnungen dagegen nicht. Fig. 1 reproduziert das Bild einer 3 Monate alten Kultur. Hierzu ist zu bemerken, daß partienweise, was auf der Zeichnung nicht ausgedrückt wird, außer derbwandigen Hyphen ganze Fadenstrecken dünnwandige Zellen besitzen, ausgesprochenermaßen die zugleich schmäleren Hyphenenden, mithin auch die Konidienträger. Auffällig ist der starke, manchmal plötzliche Wechsel der Zellenbreite, wodurch, zusammen mit dem bogigen Hin- und Herverlauf der Haupt- und Seitenhyphen, ein charakteristischer Habitus zustande kommt. Der abgebildete Pilz zeigt an sechs Stellen konidienartige Bildungen. Bei c sind die Konidien bereits abgefallen, der Bau des Trägers mit den Ansatzstellen für die

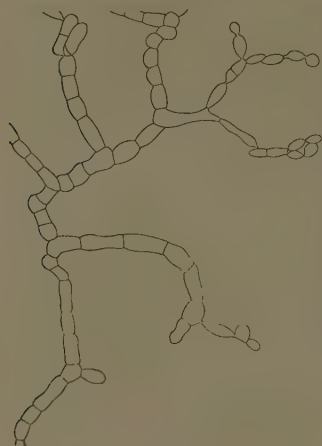


Fig. 2.

Konidien ist klar zu sehen. Das Knäuel bei b (so kommen die Gebilde im Freien häufig vor) ist in seiner Struktur unübersichtlich. Bei a, d und e liegen die Verhältnisse klar. Es handelt sich um konidienartige Abschnürungen, die mehrfach leicht büschelförmig an einer Endzelle geschehen. Merkwürdig ist, daß die Konidien sich — offenbar nachträglich — teilen können, ohne die Teilungsstücke abzutrennen, ja sich sogar verzweigen können (vgl. e). Ein stärker vergrößertes Detail gibt Fig. 2 wieder.

Zurück zu den verpilzten Algenüberzügen im Freien. Zu wünschen wäre eine quantitative Angabe über das Verhältnis lebender und toter Algenzellen. Ohne

Schwierigkeit lassen sich von der Borke ganze Haufen toter, geschrumpfter Algen abnehmen, welche kaum grüne Zellen beherbergen. Diese beanspruchen unsere Aufmerksamkeit zunächst nicht. Achten wir auf üppig entwickelte, bei Regenwetter lebhaft grüne Algenlager und bemühen uns, möglichst deren oberflächliche, d. h. also jüngere Partien der Neutralrotprüfung zu unterziehen, so ist das eine Ergebnis sicher: Die relative Zahl sich rötender Zellen ist äußerst verschieden, wenn verschiedene Standorte herangezogen werden. Aber auch in kleinstem Raum wechselt schon die Zahl sehr. Es läßt sich keine Durchschnittsziffer angeben, vielleicht nur bei ungeheuer vielen, jahreszeitlich getrennt

durchgeführten Untersuchungen. Stets aber sind die ermittelten Zahlen für tote (und absterbende?) Zellen beachtlich groß. Zwei bestimmte Beispiele aus dem Protokoll mögen das zeigen:

Pleurococcus von einem Ahornstamm (botan. Garten Halle), im Juli, frisch von draußen, nachdem wochenlang Regenwetter gewesen war; jetzt seit 3 Tagen kein Regen. Das Material fühlt sich krümelig feucht an. In der Probe werden 2070 grüne, 1922 verfärbte Algenzellen gezählt, oder: 48% der Gesamtmasse sind tote oder absterbende Algenzellen.

Pleurococcus von einem anderen Ahornstamm (wie oben), desgleichen im Juli unter denselben Bedingungen wie oben. 430 grüne, 1240 rotverfärbte Algenzellen sind in der Probe; oder 74% der Gesamtmasse stellen tote bzw. absterbende Algenzellen dar.

Eingehende Aufmerksamkeit wurde der Frage gewidmet, ob denn wirklich die abgestorbenen Algen artmäßig den lebenden zugehören. Sie muß bejaht werden. Zwingend sind diejenigen Fälle, nach denen ich immer wieder besonders gesucht habe, wo ein Zellenpaar, aus derselben Zelle durch Teilung entstanden, eine grüne Zelle und eine mit Neutralrot gefärbte zeigt. Die grüne Zelle konnte als typischer *Pleurococcus* erkannt werden; die rote war offensichtlich kleiner, deturgeszent, zum mindesten im Absterben begriffen. Ähnliche Verhältnisse weisen Algentetraden auf, in denen sich eine Zelle oder zwei, drei Zellen rötten, die übrigen den Farbstoff nicht speichern; vgl. hierzu Fig. 3.

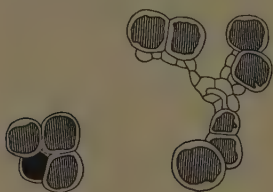


Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.

Ist der Pilz die Ursache abgestorbener Algenzellen? Zunächst war festzustellen, daß Hyphen Algen berühren, mit ihnen innig verhaftet sein können, ohne daß Anzeichen von Schrumpfungen oder Anfärbungen mit Neutralrot zu beobachten wären; vgl. Fig. 4 und 5. Andererseits gibt es ganze Haufen zusammengeschumpfter, völlig chlorophyllloser und oft auch inhaltloser Algenzellen in wirrem Durcheinander, die besonders stark von Pilzhypen (diese kurzgliedrig) durchsetzt sind. Dazwischen kommen alle Möglichkeiten vor. Fig. 6 zeigt vier intakte Algenzellen und eine Algenzelle ohne Inhalt, Fig. 7 zeigt drei wenig geschrumpfte Algenzellen mit zusammengezogenem

Inhalt, der sich mit Neutralrot kräftig färbt, und zwei geleerte, völlig kollabierte. Je mehr ich mich beobachtend der Frage zuwandte, desto entschiedener kamen mir Fälle zu Gesicht, wo der Pilz unzweideutig gar nicht in der Nähe ist, dennoch genügend tote Algenzellen vorhanden sind. Ja, ich möchte mit Bestimmtheit aussprechen, daß die meisten Algenzellen, welche Schädigungen zeigen, diese nicht primär durch die Pilzhypen erfahren haben. Ich sage dies unter Berücksichtigung aller Vorsicht. Denn es ist bei jeder Durchmusterung wohl zu beachten, daß, um Einzelheiten genau zu beobachten, immer ein — wenn auch leichtes — Auseinandertreiben der von Pilzhypen mehr oder weniger durchzogenen lockeren Algenkolonien nötig ist. Ich wage aber nicht zu behaupten, der Pilz, dem ja die abgestorbenen Algen als Nahrung zufallen, käme nicht auch hin und wieder schädigend und tötend in Frage. — Hier wäre von Bedeutung zu wissen, ob Haustorien gebildet werden: ich habe keine auffinden können. Der Kontakt zwischen Algenzelle und Pilzhyphe ist allerdings sehr innig, wobei aber für gewöhnlich die trennende Membran nicht durchbrochen



Fig. 8.

wird. Nur ganz selten habe ich eine Lochbildung durch die Einwirkung des Pilzes ermittelt. Das Hyphenende preßt sich alsdann offenbar rein mechanisch so stark gegen die Algenzellwand vor, daß diese platzt und die unversehrte Hyphe ein Stück gegen das Innere eindringt. Haustorienbildung ist dies also nicht. Fig. 8 demonstriert solches Beispiel, das durch Behandlung des Materials mit Alkohol (Chlorophyll herausgezogen), Chloralhydrat, nachfolgend mit Jodjodkalium zu verdeutlichen war. Andererseits können mittels dieser Methode manchmal Löcher in der Algenmembran sichtbar werden, von denen nicht zweifelhaft ist, daß sie durch gewaltsames Abreißen der Hyphe gelegentlich der Präparation entstanden sind. Die Erscheinungen erinnern an das von Wallert (S. 324) beschriebene Verhalten gegenüber den Gonidien in der Flechte *Anaptychia ciliaris* (L.) Kbr. Hier „war eine Einbeulung oft zu beobachten, ein wirkliches Durchbrechen der Membran trat aber selten ein und kann nicht als normal angesprochen werden. In den Plasmaschlauch drang der Pilz nie ein, die weitere Einwirkung muß durch die deformierte Zellmembran oder nur durch die Plasmaumhüllung stattfinden“.

II.

Das Verhalten der Zellen aërophiler Algen, besonders derjenigen von *Pleurococcus*, zum Neutralrot sei eigens erörtert. Nimmt Neutralrot eine Sonderstellung ein? Sind andere Farbstoffe zum Erkennen lebender und toter Algenzellen, wie zugleich zum Tingieren der Pilzhypphen, gleicherweise geeignet? Für die rein technische Seite kommen die Sofortfärbungen, d. h. solche, die nach 1—5 Minuten erfolgen, zunächst in Frage. Ich habe zu den Beobachtungen die relativ starken Lösungen von 0,05 % verwendet. Neutralrot — worüber jedoch erst später — benutzte ich in der gleichen Konzentration und in verschiedenen anderen Lösungsgraden.

Sofortfärbungen.

(Geprüft nach 1 Minute, alsdann nach 2 und 5 Minuten Einwirkung der 0,05 % Lösungen.)

1. Basische Farbstoffe.

Methylenblau. Das entsprechende Bild wie mit Neutralrot, manchmal nehmen indes auch offenbar intakte Algenzellen eine bläulich-bläuliche Färbung an. Tote Zellen und Hypphen — besonders stark diese — intensiv gebläut.

Thionin (Ehrlich). Die Substanzmenge wird bei 0,05% nicht völlig gelöst). Zur Sofortfärbung gut geeignet, da schöner Gegensatz zwischen den lebenden grünen Algenzellen einerseits und den violetten toten, den Hypphen andererseits.

Safranin. Färbungsgegensatz vorhanden, jedoch viel weniger ausgeprägt. Er entspricht höchstens einer Sofortfärbung mittels 0,0002% Neutralrot.

Malachitgrün. Tote Algen und Hypphen blaugrün. Auf dem verhältnismäßig stark getönten Untergrunde der Farbflüssigkeit ist das Bild wenig kontrastreich, wird es aber, wenn Wasser nachgesaugt wird.

Gentianaviolett (Flemming). Intensiv violett färben sich tote Algen und Hypphen an. Doch werden auch alle lebenden Algenzellen blaß gefärbt.

Rhodamin. Färbungsgegensatz. Doch während tote Algen ziemlich lebhaft rot werden, gilt dies nicht in gleichem Maße für die Hypphen.

Viktoriablau 4 R. Gegensatz kaum vorhanden: färbt sehr stark und sofort, jedoch auch die meisten lebenden Zellen. Nach einigen Minuten Einwirkung sind nur ganz selten noch einige grüne Zellen zu sehen. Andererseits werden die Pilzhypphen, insbesondere die kurzgliedrigen mit derber Membran, sehr wenig gerötet.

Nachtblau. Gegensatz, wie bei Viktoriablau, kaum vorhanden. Auffällig viele lebende Zellen mit blauem Schimmer, der sich im Laufe einiger Minuten verstärkt. Nur wenige grüne Zellen bleiben so von der Farbaufnahme unberührt. Die Hypphen verhalten sich ähnlich wie beim Viktoriablau.

Zur Beurteilung des Färberfolges ist eine etwaige Tinktion der Zellmembranen zu berücksichtigen. Über diese ist nicht immer ganz sicher zu entscheiden, da Reflexe beeinträchtigen können. Ich

verfuhr so: Die in der Farblösung befindlichen Algen wurden unter dem Deckglas stark gedrückt, so daß eine große Anzahl platzt und deren Inhalt entleert wird. Sofort, alsdann nach 1 Stunde, ferner nach 22 Stunden (Präparat in feuchter Kammer), wurde das Verhalten der Membranen notiert.

Methylenblau. Sofort eine schwach bläuliche, aber durchaus bemerkbare Färbung, die sich später kaum verstärkt. Der Befund bleibt nach 22 Stunden ebenso. Man könnte noch hinzufügen, daß, wie es scheint, nur die äußerste Schicht der Membran tingiert wird.

Safranin, Rhodamin und Malachitgrün. Membran der Algen, weder der toten, noch der lebenden Zellen wird irgendwie angefärbt.

Gentianaviolett. Sofort werden die Membranen blaß violett gefärbt, stärker färben sich winzige Membranfetzen (Außenschicht?), die außen auflagern. Auch die Membranen der toten Zellen, die sich nicht zum Platzen bringen lassen, sind violett (doch ist wegen des tiefvioletten Inhalts Irrtum bis zum gewissen Grade möglich).

Thionin. Membranen bleiben zunächst ungefärbt, auch diejenigen geschrumpfter und alter leerer Zellen. Nach 1 Stunde bemerkt man eine blaß violette Anfärbung, indes verstärkt sie sich nicht weiter.

Viktoriablau 4 R. Sofort: Zellwände leicht lila gefärbt, anderswo ungefärbt. Auch nach 22 Stunden gibt es sowohl gar nicht, als auch gering gefärbte Membranen.

Nachtblau. Alle Membranen schön hellblau gefärbt, während der Inhalt (der entleerte, wie der verbliebene) deutlich ungefärbt bleibt, sofort und nach 22 Stunden.

So ergibt sich: Das Verhalten aller geprüften basischen Farbstoffe auf lebende und tote Zellen ist demjenigen des Neutralrots entsprechend. Doch haben für die Technik des Erkennens lebender und toter Protoplasten zum mindesten Viktoriablau 4 R und Nachtblau auszuscheiden, da diese auch von den Membranen nennenswert gespeichert werden. Neutralrot ist wegen seiner Unwirksamkeit auf Membranen und wegen des Kontrastes grün-rot am besten geeignet. Methylenblau und Thionin (Ehrlich), besonders das letztere, schließen sich ihm an.

2. Saure Farbstoffe.

Säuregrün. Geprüft nach 1 Minute: keine Färbung. Nach 5 Minuten: nur schwache Grünfärbung alter, stark geschrumpfter Algenzellen. Hyphen färben sich nicht.

Naphtolgrün B. Nach 1 Minute wie vor. Nach 2 Minuten blasse grünliche Anfärbung alter geschrumpfter Algenzellen, die nach 5 Minuten nicht verstärkt erscheint.

Orange G und Rotviolett 5 R.S. Kein Färbeerfolg nach 1, 2, 5 Minuten.

Rose bengale. Nach 1 Minute hin und wieder blaßrosa Färbung alter geschrumpfter Algenzellen. Nach 5 Minuten verstärkte Färbung zu lebhaft rosa. Hyphen bleiben untingiert.

Eosin bläulich, wasserlöslich. Sofort tritt hier und da leichte rosa Anfärbung der alten geschrumpften Algenzellen hervor, die nach weiteren Minuten so bleibt. Hyphen ungefärbt. (Vgl. Fritsch und Haines: mit 0,2% Eosin nehmen sehr wenige Zellen von *Pleurococcus* und *Cystococcus* den Farbstoff auf.)

Kongorot. Geschrumpfte alte Algenzellen erfahren sofort rosa bis kongorote Anfärbung, ihnen folgen die lebenden grünen Zellen mit schmutzig-rötlichem Ton. Indes beruht diese Tinktion auf der Farbstoffaufnahme seitens der Membranen. Hyphen bleiben ungefärbt.

Die sauren Farbstoffe sind demnach sämtlich nicht eigentlich Färber des Zellinhaltes. Auch für das Erkennen der Pilzhypen sind sie ungeeignet. Mehrere (Rose bengale, Eosin und Kongorot) prüfte ich noch für die Algen mit demselben Ergebnis 22 Stunden hindurch.

Ich möchte einiges über das Färbeverhalten der Pilzhypen anfügen. Wie eben gesagt, scheiden die sauren Farbstoffe für die Sofortfärbung aus. Anders bei einer Einwirkungszeit von beispielsweise 22 Stunden, die ich angewandt habe, um beiläufig darüber unterrichtet zu sein, ob die Hyphen Farbstoff in der Membran oder im Zellinnern speichern:

Basische Farbstoffe.

Methylenblau färbt Membran und Inhalt an. Für Neutralrot, Safranin, Rhodamin, Malachitgrün, Gentianaviolett, Thionin, Viktoriablau 4 R habe ich notiert, daß sie die Membranen hier schwach, dort stark anfärben, konnte aber nicht bestimmen, ob auch der Inhalt mitgefärbt wird.

Saure Farbstoffe.

Umgekehrt hier. Deutlich war zu sehen, daß Rose bengale, Eosin und Kongorot die Membranen ungefärbt ließen. Der Inhalt hingegen speicherte Rose bengale intensiv rot, Eosin rosa (oft allerdings auch gar nicht) und Kongorot sehr blaß (oft ebenfalls gar nicht).

Da unsere Methode über Lebendig- und Abgestorbensein der Pilzhypen nicht mitentscheidet, mehr technisch lediglich ihre Gegenwart verdeutlicht, wurde von einem Studium in dieser Richtung abgesehen.

Neutralrot.

Außerordentliche Permeierfähigkeit und schnelle Speicherung des Neutralrots sind jedem, der mit diesem Farbstoff umgeht, genugsam bekannt. Ruhl and (II) führt unter den niederen Pflanzen als geeignete Objekte Bakterien, Diatomeen, Hefen, *Penicillium* und *Trichophyton* an. Ich prüfte *Spirogyra*, *Oedogonium*, *Hormidium*, *Trentepohlia aurea*, ferner *Gloeocapsa*, *Oscillatoria*, *Spirulina*, verschiedene Diatomeen,

Merulius lacrymans, *Penicillium glaucum* und die Pilzhypphen von Flechten mit dem gleichen Ergebnis. Prát nennt eine Reihe Meeresalgen. Als einzige Ausnahme begegnete mir ein unbestimmbares Pilzmyzel, das zufällig im Laboratorium auftrat.

Unter den Luftalgen ist noch das abweichende Verhalten von *Prasiola crispa* (Lightf.) Meneghini, wie diese in fadenförmigem (*Hormidium*-) Zustande an Baumstämmen vorkommt, erwähnenswert. Sie schließt sich *Pleurococcus* und *Apatococcus* an. Die Nekriden färben sich schnell und intensiv; die übrigen Zellen bleiben grün, wobei allerdings das Protoplasma längs der Wandung zumeist eine leichte Rötung erfährt. Absichtlich zerdrückte Zellen, deren Inhalt sich nunmehr ganz färbt, zeigen außerdem leichte Membranfärbung. Fritsch und Haines (S. 710 ff.), die in ihrer Arbeit über Landalgen durchweg Eosin als leicht eindringenden Farbstoff verwandten, haben bei *Hormidium* ausnahmsweise ¹⁾ Neutralrot benutzt und stellen dreierlei Verhalten fest: ungefärbte Zellen, solche mit geröteten Protoplasten und Zellen, deren gesamter Inhalt, d. h. einschließlich der Chloroplasten, gefärbt wird. Es dürfte mein Befund mit dem ihren vergleichbar sein. (Pilzhypphen kommen im *Prasiolalager* selten und alsdann ohne Beziehung zur Alge vor.)

Zu den basischen Farbstoffen gehörig, permeiert Neutralrot das Plasma mit am schnellsten unter diesen. In der Liste bei Ruhland steht es mit Methylenblau voran. Es ist nicht wesentlich giftiger als die anderen, wenn es in Lösungen von etwa 0,001% verwandt wird. Bei höherer Konzentration und längerer Zeitdauer ist die Einwirkung bekanntlich schädlich. Das Nichtgefärbtwerden lebender Zellen von *Pleurococcus* und anderen aërophilen Algen, die Annahme seitens toter Zellen, ist — ebenso wie für die anderen geprüften basischen Farbstoffe — ohne Zweifel merkwürdig. Eine Methode wie die von Ruzicka (Zeitschr. f. allg. Physiologie IV., 1904), lebende tierische und pflanzliche Zellen (Flagellaten, Diatomeen, Chlorophyceen) von toten mittels eines Gemisches von je 0,05% Neutralrot- und Methylenblaulösungen zu trennen, wobei umgekehrt die lebenden rot, die toten blau erscheinen, ist hier verfehlt. Ich habe sie dennoch an *Pleurococcus* geprüft: Die lebenden Zellen färben sich nicht, die abgestorbenen nehmen eine violett-rote Färbung an; das ist also ein nicht im Sinne des Urhebers der Methode gewünschtes Bild.

1) Bei *Pleurococcus* und *Cystococcus* haben Fritsch und Haines nur Untersuchungen mit 0,2% Eosin vorgenommen. Auch sonst haben sie Neutralrot nicht verwendet.

Über das Verhalten von *Pleurococcus* zu Neutralrot konnte ich folgendes feststellen:

Anfärbbar sind diejenigen Zellen, deren Inhalt geschrumpft ist und denen das Chlorophyll fehlt. Daß diese abgestorben sind (Nekriden), darüber kann kein Zweifel bestehen. Der innerhalb der mehr oder weniger deformierten Membran deutlich abgehobene, buchtig-eckig zusammengezogene plasmatische Inhalt erhält gleichmäßig eine leuchtend himbeerrote Farbe¹⁾. Außerdem finden sich Zellen ohne Inhaltsbegrenzung, die, plasmaleer, mit einer ebenso himbeerrot gefärbten Flüssigkeit auffallen. Andererseits mag es — begreiflicherweise eine schwer zu entscheidende Frage — Algenzellen geben, welche, obwohl mit Chlorophyll versehen, die Tinktion ebenso annehmen. Sicher ist, daß in sehr seltenen Fällen grüne Zellen sich partiell färben, d. h. ein kleiner roter Inhaltsbezirk am Rande einer sonst grün gebliebenen Zelle hervortritt. Hier über den lebenden, toten oder absterbenden Zustand zu entscheiden, ist vorläufig nicht möglich, zumal Plasmolyseversuche überhaupt nicht anwendbar sind. Kulturen, die im Gange sind, werden vielleicht auch in dieser Richtung Auskunft geben können.

Ich prüfte abgestufte Konzentrationen der Lösung. Eine solche von 0,15% ist offenbar von schnell wirksamer Giftigkeit: alle Zellen erscheinen durchweg fast sofort rosa getönt. 0,05% ist gut geeignet, noch besser 0,0016% Lösung, die ja auch bereits immer zur Anwendung kam. 0,0008% ist nicht mehr zu empfehlen, 0,0002% läßt nach 1 Minute die toten Zellen nur leicht rosa erscheinen. 0,0001% ergibt: nach 1 Minute sind nur Hyphen — noch nicht alle! — sehr blaß rosa tingiert, nach 2 Minuten hier und da auch völlig geschrumpfte Algenzellen; so bleibt es mehrere Minuten hindurch, und erst nach Verlauf von über 5 Minuten werden die Kontraste deutlicher.

Weitere Beobachtungen beziehen sich auf die Dauer der Einwirkung. Es ist zwischen Deckglaspräparaten und Algenproben in offenen Tropfen zu unterscheiden. Unter dem Deckglas ist die Farbstoffzufuhr wegen der Raummengung behindert, im offenen Tropfen kann die Diffusion frei wirken. Doch mußte im offenen Tropfen zunächst auch für Benetzung der Algen gesorgt werden. Es geschah das durch leichtes Auseinandertreiben des Algenhäufchens mit dem einstweilen aufgelegten Deckglase. Unter Deckglas in feuchter Kammer: Nach 5 Stunden erscheint das Färbungsbild nicht anders als bei der Sofortfärbung. Nach 22 Stunden hat die Zahl der gefärbten Algenzellen

1) Über den Grad der Azidität kann auf Grund des Farbtönen fast nichts ausgesagt werden. Himbeerrote Färbung ergibt sich bei pH von 6,6 bis 4.

sehr zugenommen, doch gibt es immer noch viel ungefärbte. Diese andererseits führen einzelne rote Körnchen, doch nicht nach *Apatococcus*-art, sondern ganz regellos angeordnet; sie lassen sich auch mit Sudanrot nachweisen und entsprechen wohl den Fettkörnern bei Fritsch (S. 2). Im offenen Tropfen in feuchter Kammer: Nach 1 Stunde wie bei Sofortfärbung; nach 4 Stunden sind fast alle Zellen gerötet, die noch grünen führen jene roten Körner. Nach 17 Stunden ist ohne Unterschied jede Zelle intensiv rot. Membranen bleiben ungefärbt. — Hinsichtlich *Apatococcus* ist zu bemerken, daß die Rotfärbung der dieser Gattung eigenen Körnchen nach etwa 5 Minuten im offenen Tropfen blaß getönt zu erkennen ist, nach $\frac{1}{2}$ Stunde die Körnchen intensiv gerötet sind, die Zahl der rot gefärbten Körnchen sich alsdann noch vermehrt, wobei, wie es scheint, die Körnchen selber auch größer werden. Doch ist auch nach 4 Stunden der Untergrund des Zellinhaltes grün geblieben.

Einfluß der Reaktion. Ruhland (I. S. 430ff.) hat, wenn Neutralrot nicht rasch genug eindringt oder nicht gespeichert wird, mit Erfolg (Epidermiszellen der Zwiebelschuppen von *Allium cepa*) ammoniakalisches Neutralrot angewendet. Er setzte der Lösung bis zum gelbroten Umschlag Ammoniak zu. Auch dieses Verfahren führt bei lebendem *Pleurococcus* nicht zur Anfärbung des Inhaltes, weder sofort, noch nach Stunden. Die toten Zellen bleiben davon ebenfalls unberührt. Mit Neutralrot bereits tingierte Zellen entfärben sich, wenn Ammoniak hinzugeführt wird. Sie werden schließlich blaßgrün, in allen Abstufungen, bis zur Farblosigkeit. Die Hyphen andererseits verfärben sich bräunlich (Membran).



Fig. 9.

Auf diese Weise sind alle Einzelheiten des Hyphenverlaufes in bezug auf die Algen, die Berührungen, Umspinnungen usw. besonders gut und genau zu sehen; vgl. Fig. 9.

Auch mit Essigsäure versetzte Lösungen des Neutralrotes in himbeerfarbenem Ton (pH-Wert zwischen 6,6 — nach Czaja 6,8 — und 4) färben an. Doch sind sie zur Sofortfärbung wegen der geringen Tinktion der toten Algen und der Hyphen kaum geeignet; auch nach längerer Einwirkung bleiben die Hyphen nur schwach gerötet.

Wie verhalten sich künstlich abgetötete Zellen?

Zerdrücken. In Neutralrotlösung unter dem Deckglas ausgequetschter Zellinhalt (Proto- mit Chloroplast) färbt sich mit einem

gelbrötlichen Ton an, richtiger gesagt, erscheint die gesamte Masse bräunlichgrün. Vergleichsweise vorhandene Inhalte von Nekriden sind intensiv rot. *Apatococcus* verhält sich wie *Pleurococcus*. Man wird daraus schließen können, daß lebende Zellen farbstoffspeichernde Substanzen nur in geringer Quantität enthalten.

Erhitzen. Dies geschah in destilliertem Wasser unter dem Deckglas über der Flamme bis zum Sieden. Gleichviel, ob von vornherein oder erst nach dem Abtöten Neutralrot zugesetzt worden war: überall findet sich geschrumpfter Zellinhalt, der sich zwar anfärbt, doch immer nur rötlichgelb bis bräunlichrot, ähnlich wie nach dem Zerdrücken. Man wird wie dort schließen müssen, insbesondere nicht annehmen können, der farbstoffbindende Stoff diffundiere heraus. Gleichzeitig vorhandene andere Zellen (Nekriden) sind in der charakteristischen Weise himbeerrot. Bemerkt sei, daß Methylenblau diesen Erfolg nicht gibt. Die grünen Zellen bleiben ungebläut. Mit Safranin, Malachitgrün, Rhodamin und Nachtblau jedoch ist, manchmal weniger ausgeprägt, das Verhalten wie zum Neutralrot.

Chloroform. Die Präparate wurden im offenen Farbstofftropfen 3 Stunden lang einer Chloroformatmosphäre ausgesetzt. Bei *Pleurococcus* wie bei *Apatococcus* zeigen die Nekriden das gewohnte Bild himbeerroter Anfärbung. Alle übrigen Zellen sind auch gerötet, intensiv blutrot, aber zugleich mit gelblichem Unterton. Der gelbliche Ton kann ebensogut auf die Gegenwart des Chlorophylls, wie auf anders gefärbte Substanzen zurückgeführt werden. Doch scheint mir gegenüber dem Abtöten durch Zerdrücken und Erhitzen deutlich zu werden, daß ein langsames Absterben, wie dies offenbar die Chloroformierung bewirkt, die Quantität farbstoffspeichernder Substanzen zunehmen läßt.

Längere Einwirkung des Neutralrotes wäre hier noch einmal anzuführen. Ich verweise darauf, daß 22 bzw. 17 Stunden dauerndes Verweilen ohne Unterschied alle Zellen rötet.

Trockenheit. Material, das in Papierumschlägen 3 Jahre lang im Zimmer aufbewahrt worden war, makroskopisch mißfarben grünlich-grau, zeigte unter dem Mikroskop nur noch trüb grünlichgelbe Zellen. Deren Inhalt blieb auch im Wasser geschrumpft. Neutralrotlösung färbt nun diesen ohne Unterschied lebhaft rot. Kulturen waren mit diesem Material nicht möglich. Hier liegt ein klarer Fall allmählich erfolgten Absterbens vor.

Die Versuche lehren also die Durchlässigkeit der Membranen gegenüber Neutralrot (vgl. Anfärbung bei längerer Einwirkung, sowie Färbung der Nekriden, wenn man nicht der lebenden Zellmembran in

dieser Hinsicht eine andere Eigenschaft zusprechen will, wozu aber ein besonderer Anlaß nicht vorliegt). Sie zeigen ferner, daß der Farbstoff bei *Apatococcus* das Plasma durchwandert: die Körnchenfinktion ist der Beleg dafür. Analog dürfen wir wohl für *Pleurococcus* — dessen Verhalten überall sonst das gleiche ist — ein ähnliches Permeieren annehmen. Sicher ist dann ein geringes bis fehlendes Speichungsvermögen des Zellinhaltes, was auf dem Ermangeln speichernder Substanzen oder auf einer hemmenden Gegenwirkung im Innern beruhen kann.

Hinsichtlich des Fehlens speichernder Substanzen wäre auf zwei Besonderheiten der *aërophilen* Algenzelle hinzuweisen, auf die Abwesenheit von Vakuolen und die hohe Plasmaviskosität. Rein optisch haben Naegeli, Chodat u. a. (vgl. Fritsch S. 14), desgleichen Fritsch durch eigens darauf gerichtete Untersuchungen Vakuolen nicht ermitteln können. Ich kann das bestätigen. Ebenso finde ich an meinem Material wie Fritsch (S. 10) keine Trockenplasmolyse, noch (Fritsch S. 14, Fritsch und Haines S. 685) Plasmolyse in hypertonischen Lösungen. Durch 40% Rohrzucker-, 10% Seesalzlösung hob sich das Plasma nicht ab. In 15% Seesalzlösung plasmolysierten nur ca. 19% der Zellen, in 25% erst 50%, während zugleich das Membranvolumen kaum verringert wird. Dies weist zugleich auf eine niedere Wasserkapazität von *Pleurococcus* hin, von der an anderer Stelle die Rede gewesen ist (Schmid S. 525), wie auch auf die hohe Viskosität. Fritsch und Haines (S. 719), die übrigens auch mittels Dunkelfeldbeleuchtung das Fehlen von Vakuolen noch bekräftigen konnten, erreichten beim Zentrifugieren selbst mit hoher Tourenzahl eine Verlagerung des Zellinhaltes nicht. Sie schließen daraus auf einen vorliegenden Gelzustand des Protoplasten; dieser bedinge zusammen mit jenem Ermangeln eigentlicher Vakuolen die Trockenresistenz der *Pleurococcus*zellen (wie auch der anderen *aerophilen* Algen). Man dürfte übrigens in diesem Zusammenhang noch auf die Bedeutung der Feststellungen Iljins (Lebensfähigkeit mechanisch unverletzter Protoplasten) hinweisen.

Wie die Speicherung des Neutralrots von der Vakuolenbildung abhängig sein kann, haben neuerdings Untersuchungen von Plantefol über die Aufnahme dieses Farbstoffs bei der Pollenkeimung gezeigt. Doch genügt die Anwesenheit von Vakuolen allein selbstverständlich nicht, um Speicherung des Neutralrots zu ermöglichen. Hier scheinen mir gewisse Beobachtungen Práts (1931 u. 1932) an Meeresalgen und *Zostera* weiter zu führen. In einigen Fällen fand Prát Vakuolen nicht

gleichmäßig gefärbt; allmählich ging die Färbung von intensiver zu lichter über, ohne daß morphologische Grenzen gegeben wären. Bei *Codium bursa* blieb der untere Teil der Vakuole von Neutralrot, Vesuvin, Methylenblau usw. fast unberührt, der obere wurde stark gefärbt. Apikalzellen und Zellen, die junge Zweige produzieren, von *Cladophora* zeigten ebenfalls polares Verhalten: der obere ($\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$) Teil der Vakuole rötete sich stark, die Intensität nahm alsdann rasch ab, und der basale Teil blieb ohne jede Farbstoffaufnahme. Während des Wachstums war basipetales Vorrücken der Neutralrotfärbung festzustellen. In bezug auf *Pleurococcus* dürfte eine analoge Beobachtung vorliegen, wenn Prát berichtet, daß bei Meereschlorophyceen und einigen Phaeophyceen die Färbungsintensität der Vakuole bei Schädigungen mechanischer und chemischer Art ansteigt. Auch isolierte Tonoplasten (*Chaetomorpha*) werden mit Neutralrot, Brillantkresylblau usw. stärker als Vakuolen in normalen Zellen tingiert. Ich bin geneigt, bei *Pleurococcus* (zumal hier in toten Zellen Anzeichen von Vakuolenbildung ganz fehlen) die Entstehung speichernder Stoffe während des Absterbens — sofern dies nicht plötzlich hervorgerufen wird — zu mutmaßen und hier die Hauptursache der Neutralrotfärbung zu sehen, das Ausbleiben der Färbung in lebenden Zellen auf Fehlen oder geringfügiges Vorhandensein solcher Stoffe zurückzuführen.

III.

Wir kehren zur Frage nach der Verpilzung aërophiler Algen zurück. Es liegt nahe, das angewandte Verfahren auf echte Flechten auszudehnen. Das ist nun allerdings nur in sehr beschränktem Maße geschehen, denn die Neutralrotmethode ist hierfür weniger aufschlußreich. Die Pilzhypphen färben sich intensiv, die grünen Gonidien sind unter dichteren Verfilzungen nicht immer leicht herauszufinden, noch weniger rotspeichernde Gonidien; und bei dünnen Präparaten besteht die Gefahr der Täuschung durch Zellen, die der Schnitt verletzt hat. Ich beschränke mich auf die Wiedergabe einiger Hauptbeispiele.

Parmelia physodes Ach. a) Herkunft: Braunschweig (Stadtpark), April; frisch untersucht. Die Hypphen färben sich stark an. Die Gonidien, offenbar die meisten, nehmen keinen Farbstoff auf. Andere speichern rötlich oder rot. Es lassen sich auch völlig leere Algenzellen finden.

b) Herkunft: Dölauer Heide bei Halle, Juli, nach Wochen regnerischen Wetters; frisch untersucht. Die Hypphen färben sich augenblicklich an. Es konnte an durchschnittenen Hypphen festgestellt werden, daß deren Inhalt intensiv speichert, später, jedoch viel schwächer, auch die Membran Farbstoff aufnimmt. Offenbar färbt sich die Membran des Plectenchyms am oberen Thallusrande am stärksten an. Die meisten

Gonidien bleiben grün; zum Teil zeigen sie sich mit gelblich-rotem oder bräunlichem Ton. Nach einem 24stündigen Aufenthalt im Farbtropfen unter dem Deckglas bleiben immer noch eine große Anzahl grüner Gonidien übrig.

c) Herkunft: Selketal i. Harz, Mai; Material erst nach 4 Wochen trockenen Aufenthaltes im Zimmer untersucht. Soredien von den Physoden entnommen. Das gewohnte Bild: wiederum ist bemerkenswert, daß neben ungefärbten grünen Algenzellen solche erscheinen, die orangefarben sind. Innerhalb des tiefroten Hyphenknäuels gibt es offenbar auch völlig gefärbte. Auch auf Thallusschnitten werden die Hyphen (Inhalt und Membran) augenblicklich tingiert. Die Algen bleiben als lebhaft grüne Nester. An anderen Stellen aber zeigen sich unzweifelhaft gefärbte Gonidien, und zwar mit einer orangefarbenen Tönung. Es gibt ferner auch leere Zellen, deren Membranen rundlich glatt erscheinen.

Ramalina fraxinea (L.) Fr. Herkunft: Spindelmühle i. Riesengebirge, August; frisch untersucht. Schnitte durch den Thallus wie durch das Apothecium ergeben: Nachdem sich schnell die Hyphen gefärbt haben, nimmt auch die Zelle der Gonidien (wohl sämtlicher) Farbstoff auf; diese erscheinen mehr oder weniger rötlich-gelb. Stellenweise treten Gonidien in reinem Rot hervor; alsdann ist deutlich zu sehen, daß der Inhalt geschrumpft ist, und daß zum mindesten der Chloroplast Neutralrot gespeichert hat.

Evernia furfuracea Mann. Herkunft und Jahreszeit wie vor. Das Schnittbild in Neutralrotlösung: Die Gonidien bleiben zumeist leuchtend grün, einzelne färben sich sofort gelblichrot. Und zwar liegen zuweilen tingierte unmittelbar neben grünen Zellen. Hyphen wie gewöhnlich.

Doch führte das geübte Verfahren öfter, d. h. bei anderen Flechtenspezies zu abweichenden Feststellungen, wie ja auch der Fall obiger *Ramalina* eine solche darstellt. Ich greife noch *Cetraria islandica* Ach. (Ziegenrücken im Riesengebirge, August, frisch untersucht) heraus, bei welcher offenbar sämtliche Gonidien sich gelblichrot anfärbten. Als ein besonderer Fall erwies sich von demselben Standort:

Baeomyces roseus Pers. Die Podetien wurden ohne, der Lagerthallus mit viel Gonidien befunden; diese lagen verhältnismäßig locker zwischen den Hyphen. Hinzufügen von Neutralrot ergab, auch nach Verweilen von $\frac{1}{2}$ Stunde, keine einzige gefärbte Gonidie, während die Hyphen rot speicherten. Doch zeigten die Gonidien eine Merkwürdigkeit, ihre Chloroplasten waren häufig durchlöchert. Sie wiesen in wechselnder Anzahl — z. B. 3 bis 6 — und verschiedenster Größe rundliche Lücken auf. Hier mag eine Bemerkung von Brand (S. 303) bezüglich aërophiler Algen herangezogen werden, in Kulturen kämen bisweilen als Erscheinung der Atrophie lochartige Substanzverluste vor, welche an gesunden freilebenden Luftalgen niemals bemerkt würden. An Material anderen Ursprunges (Fichtelgebirge) konnte ich die Erscheinung der Löcherbildung nicht finden. Ebenfalls nicht an *Baeomyces rufus* (Hds.) Rebert., Elgersburg a. Thüringer Wald, August, in dem übrigens auch nirgends eine Färbung der Gonidien mittels Neutralrot zu bemerken war.

Gleichviel um welche Algenspezies es sich bei obigen und anderen Flechten handelt, die Vermutung liegt nahe, daß, wie bei den geprüften freilebenden Algen von der Art des *Pleurococcus* und *Apat-*

coccus, auch bei einer Reihe von Flechten die Neutralrotlösung lebendige von toten, vielleicht auch von geschädigten Algenzellen unterscheiden läßt, und daß tatsächlich tote Algen auch im Flechtenthallus genügend vorkommen können. Hiermit wird das Problem Symbiose oder Parasitismus aufgegriffen und zunächst scheinbar bestätigt, was im Anfang der Flechtenforschung oft behauptet, damals seltener wirklich beobachtet wurde, doch in letzter Zeit mehrfach durch eigens darauf gerichtete, einwandfreie Untersuchungen festgestellt worden ist: Der Pilz parasitiert bei vielen Arten stets oder zu Zeiten (Helotismus) auf den Algen, welche auf diese Weise einzeln — wenn vielleicht auch nicht alle — zugrunde gehen. Schon 1868 erkennt Schwendener abgestorbene und entfärbte Gonidien im Thallus von *Lichina*, *Racoblenna* u. a. Die ältere Literatur ist zum größten Teil bei Smith (1921), Tobler (1925) und zuletzt bei Wallert (1931) zusammengetragen und besprochen worden. Der Nachweis von Haustorienbildung seitens des Pilzes ist von besonderer Bedeutung. Er bringt den Gedanken des Parasitismus ausdrücklich nahe. Allerdings hatte bereits Bornet 1873 Haustorien bei einigen Formen nachgewiesen, das Interesse an der Frage wird aber erst in den letzten Jahrzehnten recht wach. Ich nenne, ohne Anspruch auf Vollständigkeit, Hedlund (1892), Schneider (1897), Peirce (1899), Elenkin (1903, 1906), Danilov (1910), Hue (1915), Nienburg (1917) als die Beobachter von Haustorien. Eine größere Anzahl Flechtenspezies ist damit zur Diskussion gestellt worden. Nennen wir andererseits noch die Fälle, die über abgestorbene, entleerte Gonidien im Flechtenthallus berichten. Es sind nicht wenig, aus älterer Literatur z. B. Füsting (1868), Kny (1874), Cunningham (1879), Zukal (1891 u. 1895). Aus der letzten Zeit möchte ich das Studium der Verhältnisse bei *Segestria langeana* Zschacke und die eingehenden Untersuchungen der Goniocysten bei *Biatora uliginosa* und *B. fuliginea* Ach. hervorheben; beide verdanken wir E. Bachmann. Wertvoll erscheinen mir ferner die Untersuchungen der Flechtenkomponenten auf zytologischer Grundlage durch Wallert. Wallert färbt Mikrotomschnitte mit Hämatoxylin-Eosin, die mittels Eisenalaun differenziert werden. Die außerordentliche Menge entleerter Algenzellen im Flechtenthallus fällt da auf. *Anaptychia* (L.) *ciliaris* Kbr. zeigt an der Spitze des Thallus 62%, an älteren Teilen 32% toter, hier außerdem 100% völlig „ausgefressener“ Gonidien. Bei *Ramalina fraxinea* (L.) Fr. ist das Verhältnis ähnlich, ebenso bei *Evernia prunastri* (L.) Ach., *Xanthoria parietina* (L.) Fr., *Parmelia sulcata* Tayl., *Cetraria tenuissima* (L.)

Wain., d. h. bei allen von Wallert geprüften Flechten. Haustorien werden zumeist auch nachgewiesen. Doch ist es wichtig, daß sie fehlen können. In *Evernia prunastri* findet er sie in verhältnismäßig geringem Prozentsatz, gewöhnlich seien hier die Hyphen den Algen nur fest angepreßt. Bei *Anaptychia ciliaris* gibt es überhaupt keine Haustorien, Durchbrechen der Gonidienmembran von seiten des Pilzes sei nicht als normal anzusehen. Die Hyphe liege immer nur dicht an, dabei könne die Zellwand eingebault, ja endlich auch eingedrückt werden, dennoch dringe das Hyphenende in den Protoplasten nicht eigentlich vor. Schon Bonnier (1889) gibt für *Lecanora* und für die meisten Arten von *Lecidea* Fehlen der Haustorien an, die Hyphen umschlingen lediglich die Gonidien, und Lindau (1895) behauptete das gleiche für *Pertusaria*, Peirce (1899) für *Usnea* und *Sphaerophorus globiferus*; Paulson und Thompson (1920) können dies für *Cladonia digitata* var. *denticulata* angeben. Solche Beobachtungen erinnern an die meinigen über die Verpilzung aërophiler Algen durchaus.

„Helotismus“ als besondere Form der Symbiose, mit diesem Ausdruck dürfte der augenblickliche Stand der Flechtenökologie bezeichnet sein. Nienburg wendet das Wort (in anderer Richtung zuerst von Schwendener gebraucht) hierfür an, Wallert folgt ihm. Tobler legt den Ton mehr auf das physiologische Gleichgewicht der beiden Komponenten und hebt die Phasen des Zusammenlebens im Sinne einer mutualistischen Symbiose in den Vordergrund. Andererseits warnt jeder vor der verallgemeinernden Formel. Aus meinen Ausführungen (Abschnitt I), die ja lediglich freilebende Algen betreffen, welche mit Pilzhypen in Kontakt treten können, lassen sich hinsichtlich des Flechtenproblems mehrere Möglichkeiten der Betrachtung heranziehen. Die freilebenden Algen könnten a) ohne Schaden den Pilz ernähren oder fördern, b) einen Nahrungsvorteil durch den Pilz empfangen, c) unter dem Pilz leiden, d) so geschädigt werden, daß sie getötet werden. Diese Fälle wären sowohl einzeln als auch kombiniert denkbar. Einen Erweis in dieser Richtung zu erbringen, ist aber nicht versucht worden; rein beobachtungsmäßig war er nicht möglich.

Warum es hier nicht zu echter Flechtenbildung kommt, ist eine Frage für sich. Die Stadtatmosphäre spielt ohne Zweifel eine ausschlaggebende Rolle. Kajanus studierte, lediglich feststellend, die Verhältnisse in Weibullsholm (Südschweden), das sowohl der Stadt wie dem Lande angehört. An den der Stadt am nächsten stehenden Bäumen fanden sich noch keine Flechten, sondern die Stämme waren entweder

ganz ohne Epiphyten oder nur von frisch grünen Algenlagern teilweise überzogen, d. h. von feinrissigen Krusten von *Protococcus viridis* Ag. in verschiedenen vegetativen Stadien von einfachen bis viergeteilten Zellen (bei denen Kajanus offenbar die Verpilzung entging), teils aus dicht verwebten Fäden von *Prasiola parietina*. Hier und da gab es weißlich lepröse Flecke, besonders aus locker verflochtenen Hyphen und dazwischen liegenden *Protococcus*algen, letztere einzeln oder in Gruppen von Hyphenästen umklammert oder zum Teil frei. Etwas weiter von der Stadt waren Bäume von Flechten, jedoch sparsam, besiedelt. Es gab kleine Thallusanfänge, u. a. von *Xanthoria parietina*. Mit zunehmendem Abstände von der Stadt traten die Algenüberzüge in den Hintergrund, in gleichem Maße nahm der Flechtenbewuchs zu, eine Reihe verschiedener Arten zeigte sich, wenn schon zunächst in dürtigen Entwicklungsstadien, usw. Es sind dieselben oder ähnliche Verhältnisse, unter denen meine Beobachtungen geschehen.

Die freilebenden Algen können — und damit füge ich obigen Möglichkeiten für das Flechtenproblem als die fünfte eine neue hinzu — e) durch äußere Einflüsse bedingt, fortwährend oder zu Zeiten absterben und so den Pilzhypphen saprophytisch Nahrung bieten. Daß ihre Kolonien tote Zellen, und zwar mit hohem Prozentsatz, der an denjenigen innerhalb des Flechtenthallus (Wallert) erinnert, immer aufweisen, habe ich gezeigt. Es wird jetzt nötig sein, den schädigenden Einfluß ungünstiger Lebensumstände zu studieren. Soweit Kulturen von aërophilen Algen vorliegen, ersehe ich aus der Literatur nicht, daß Absterben wie im Freien partiell erfolgt. Allerdings gibt es auswertbare Kulturversuche mit *Pleurococcus* bzw. *Apatococcus* noch kaum. Andererseits haben Fritsch und Haines an Standortmaterial eine ganz außerordentlich bemerkenswerte individuelle physiologische Verschiedenheit angetroffen, insbesondere hinsichtlich der Plasmolysierbarkeit und der Beeinflussung durch äußere Einwirkungen. Absterben aërophiler Algen wird im Freien von Zeit zu Zeit immer stattfinden; es ist mir gewiß, daß dies der normale Zustand ist. Rein beobachtungsmäßig konnte ich aber auch mehrfach ein verheerendes Absterben, besonders in bzw. nach strengen Wintern beobachten, wie z. B. nach dem lange dauernden kalten Winter 1928/29. Die vorher im feuchten Herbstwetter frischgrün leuchtenden Stämme zeigten jetzt nur mißfarben graue Überzüge. Brand (S. 275) teilt folgende Notiz mit: Durch den häufigen und oft sehr schroffen Wechsel der Außenverhältnisse ist den Luftalgen ein schwerer Kampf ums Dasein auferlegt, und man findet deshalb auch in rein atmophytischen Beständen

nicht selten viel abgestorbenes oder in Aussehen und Struktur erheblich verändertes Material. An anderer Stelle (Brand S. 298): anhaltende Trockenheit kann zum Absterben der Oberfläche der Lager (gelbgraues bis graues Aussehen) führen.

So glaube ich der Flechtenökologie eine neue Fragestellung zu bringen. Es wird festzustellen sein, ob und inwieweit auch im Flechtenthallus jene *aërophilen* Algen verschiedener Typen unter den wechselnden klimatischen Bedingungen absterben. Liegen etwa gegenüber den freilebenden Algen andere Verhältnisse vor? Man wird in erster Linie an extreme Trockenheit, extreme Feuchtigkeit, hohe und niedere Temperaturgrade, unter gleichzeitiger Berücksichtigung des Zeitfaktors zu denken haben. Es ist nicht einzusehen, warum der Pilz, sich der toten Algen bemächtigend, nicht zugleich auch Saprophyt sei, womit sich möglicherweise die Auffassung des symbiotischen Verhältnisses kompliziert. Die häufige, doch in einer Reihe von Fällen ebenso sicher nicht beobachtete Haustorienbildung spräche nicht dagegen. Übrigens findet sich bei Elenkin (1906) eine Angabe, wonach Pilzhyphen in der Mehrzahl in leere Algenmembranen des Flechtenthallus einwachsen sollen. Die andere Frage betrifft den Pilz. Wie weit schädigen jene wechselnden Bedingungen auch ihn? Weitere Ausblicke zu geben erscheint vor der Hand verfehlt. Experimentelle Untersuchungen sind begonnen worden.

Literaturverzeichnis.

- Bachmann, E., Das Lager von *Bactrospora dryina* (Ach.) Mass. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XLI, 1923, S. 100.
- , Die deutschen felsbewohnenden *Segestria*-Spezies. Hedwigia LXIX, 1929, S. 293.
- , Der lepröse Thallus einiger Krustenflechten. Arch. f. Protistenkunde LXXIV, 1931, S. 262.
- Bitter, G., Zur Morphologie und Systematik von *Parmelia*, Untergattung *Hypogymnia*. Hedwigia XL, 1901, S. 171.
- Bonnier, G., Recherches sur la synthèse des Lichens. Annal. d. Scienc. Natur., Sér. VII, Bot., Tome IX, 1889, S. 24.
- Bornet, E., Recherches sur les gonidies des Lichens. Ebda., Sér. V, Tome XVII, 1873, S. 45.
- Brand, F., Analyse der *aërophilen* Grünalgenanflüge, insbesondere der proto-pleurococcoiden Formen. Arch. f. Protistenkunde, LII, 1925, S. 265.
- Combes, R., Influence de l'éclairement sur le développement des Algues. Bullet. Soc. botan. France, LIX, 1912, S. 350.
- Czaja, A. Th., Untersuchungen über metachromatische Färbungen. Planta XI, 1930, S. 582.

- Cunningham, D., On Mycoidea parasitica, [etc.]. Transact. Linnean Soc. of London, 2. ser., I, part VI, 1879.
- Danilov, A. N., Über das gegenseitige Verhältnis zwischen den Gonidien und den Pilzkomponenten in der Flechtensymbiose. (Russisch, mit deutsch. Zusammenfassung.) Bull. Jard. Imp. Bot. St. Pétersbourg, X, 1910, S. 33.
- Elenkin, A. A., Zur Frage über die Haustorien in grünen Gonidien bei heteromeren Flechten. Trudy Imp. St. Petersburgskogo obschwa estestv. I, 1903, S. 147. (Referat: Justs botan. Jahresber. 1903, S. 271.)
- , Die Symbiose als abstrakte Auffassung des beweglichen Gleichgewichts der Symbionten. Bull. Jard. Imp. Bot. St. Pétersbourg, VI, 1906, S. 1.
- Fritsch, F. E., The moisture relations of terrestrial Algae I. Annals of Bot., XXXVI, 1922, S. 1.
- and Haines, F. M., The moisture relations of terrestrial Algae II. Ebda., XXXVII, 1923, S. 683.
- Füesting, W., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lichenen. Bot. Ztg., XXVI, 1868, S. 641.
- Hedlund, T., Kritische Bemerkungen über einige Arten der Flechtengattungen Lecanora [etc.]. Bihang till Svenska Vet.-Akad. Handlingar, XVIII, Afd. III, No. 3, 1892.
- Hue, A. M., [In:] Expédition antarctique française (1908—10) Dr. J. Charcot, 2^{ème} Expédition. Paris 1915.
- Iljin, W. S., Über die Austrocknungsfähigkeit des lebenden Protoplasmas der vegetativen Pflanzenzellen. Jahrb. f. wiss. Botanik LXVI, 1927, S. 947.
- Kajanus, B., Morphologische Flechtenstudien. Archiv f. Botanik, X, 1911, No. 4.
- Kny, L., Entwicklung des Thallus von Lichina pygmaea Ag. und deren Beziehung zu Rivularia nitida Ag. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde Berlin 1874, S. 95.
- Lindau, G., Lichenologische Untersuchungen. Dresden 1895.
- Die Beziehungen der Flechten zu den Pilzen. Hedwigia XXXV, 1895, S. 195.
- Nienburg, W., Über die Beziehungen zwischen den Algen und Hyphen im Flechten-thallus. Zeitschr. f. Bot., IX, 1917, S. 528.
- Paulson, R. and Thompson, P. G., The relation between the Alga and Fungus of a Lichen. Journ. Linnean. Soc., Bot., XLIV, 1920, S. 497.
- Peirce, G. J., The nature of the association of Alga and Fungus in Lichens. Proceedings of the California Academy of Sciences. 3. Ser., I, 1899, S. 203.
- Plantefol, L., Sur une activité physiologique de quelques pollens [etc.]. Annal. d. Scienc. Natur. Bot., 10 Sér., XV, 1933, S. 261.
- Prát, S., Über Vitalfärbung der Meeresalgen. Protoplasma XIII, 1931, S. 397.
- , The polarity of the vacuole. Ebda. XV, 1932, S. 612.
- Ruhland, W., (I.) Weitere Beiträge zur Kolloidchemie und physiologischen Chemie der Zelle. Jahrb. f. wiss. Botanik LIV, 1914, S. 391.
- , (II.) Vitalfärbung bei Pflanzen. [In:] Handbuch d. biolog. Arbeitsmethoden, herausg. v. E. Abderhalden, XI, 2. Berlin und Wien 1924, S. 187.
- Schmid, G., Zur Ökologie der Luftalgen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XLV, 1927, S. 518.

Schneider, A., A Text-Book of general Lichenology. Binghamton, N. Y. 1897.

Schwendener, S., Über die Beziehungen der Algen und Flechtengonidien. Botan. Zeitg. XXVI, 1868, S. 289.

Smith, A. L., Lichens. Cambridge 1921.

Tobler, F., Biologie der Flechten. Berlin 1925.

Wallert, K., Beiträge zur Symbiose von Hyphen und Gonidien im Lichenenthallus. Bot. Archiv XXXIII, 1931, S. 310.

Zukal, H., Halbflechten. Flora, N. R. IL, 1891, S. 92.

— Morphologische und biologische Untersuchungen über die Flechten. Sitzungsber. Akad. d. Wiss., Math.-naturw. Kl., CIV, Wien 1895, S. 529 und 1303.

Neue Ergebnisse zur Biologie und Karyologie der *Biddulphia sinensis* Greville.

Von **Paul Schmidt**, Berlin-Charlottenburg.

Mit Tafel VI u. VII.

Vorbemerkungen.

Über die karyologischen Verhältnisse innerhalb der Gruppe der zentrischen Diatomeen ist bisher nicht sonderlich viel Klarheit geschaffen worden. Von *Biddulphia mobiliensis*¹⁾ und *sinensis*²⁾, von *Coscinodiscus subbulliens*³⁾, *biconicus*⁴⁾ und *apiculatus*⁵⁾, von *Chaetoceras boreale* und *densum*⁶⁾, von *Hydrosera javanica*⁷⁾ und *Melosira granulata*⁸⁾ wurden Phasenbilder bekannt. Wie jedoch aus der angegebenen Literatur hervor-

1) H. Peragallo, Sur la division cellulaire du *Biddulphia mobiliensis*. Société scient. d'Arcachon, station biologique, travaux des laboratoires, 1907, 10^e année.

2) P. Schmidt, Weiteres über die Fortpflanzung der Diatomee *Biddulphia sinensis*. Die Kernphasen. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 1927, 18. Bd., Heft 5/6, S. 400—414.

3) Iiro Ikari, On the Nuclear and Cell division of a Planktondiatom *Coscinodiscus subbulliens* Jörgensen. Bot. Mag. Tokyo, 1923, 37. Bd., S. 96—108.

4) J. Höfker, Die Teilung, Mikrosporen- und Auxosporenbildung von *Coscinodiscus biconicus* v. Breemen. Annales de Protistologie... Extrait du Vol. I, Fascic. 4, 1928.

J. Höfker, Life-history of *Coscinodiscus biconicus* v. Breemen and the importance of expelled chromatine before the reduction takes place. Tijdschrift der Ned. Dierkundige Vereniging, 1928, 3de Serie, Deel I, Aflevering 3.

5) P. Schmidt, Die Reduktionsteilung bei der Mikrosporenbildung von *Coscinodiscus apiculatus* Ehrbg. usw. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 1930, 25. Bd., Heft 1/2, S. 68—101. Herr Professor Dr. Apstein in Berlin, von dem das bearbeitete Material stammte, teilte mir nach dem Erscheinen der Arbeit berichtend mit, daß das Plankton vom Geographen Herrn Prof. Dr. L. Schulze am 22. Dez. 1903 bei Port Nolloth (SW-Afrika) in der Nähe der Küste gesammelt sei und daß er (C. Apstein) schon 1912 in den Jenaischen Denkschriften, Bd. 17 (Schulze, Forschungsreise in S-Afrika, Bd. 5), hierüber berichtet habe.

6) B. M. Persidsky, The development of the auxospores in the group of the Centrales (Bacillariaceae). Moskau 1929.

7) L. Geitler, Der Kernphasenwechsel der Diatomeen usw. Beihefte zum Bot. Centralblatt 1931, 48. Bd., Abt. I, Heft 1/2, 14 Seiten, 1 Tafel.

8) W. Krieger, Zur Biologie des Flußplanktons. Untersuchungen über das Potamoplankton des Havelgebietes. Pflanzenforschung, herausgeg. von R. Kolkwitz, 1927, Heft 10.

geht, klaffen in fast allen untersuchten Fällen so große Lücken, daß von einer genauen Kenntnis der intimeren Vorgänge zur Zeit noch nicht die Rede sein kann. Besondere Deutungsschwierigkeiten bereitete überall das Verhalten der Nukleolarsubstanz.

Speziell die Beschreibungen der *Biddulphia*-Mitosen weichen sehr von dem sonst Bekannten ab. Peragallo lag *Biddulphia mobiliensis* und mir *Biddulphia sinensis* vor. Ich bin seinerzeit in meiner Deutung der Bilder einen anderen Weg gegangen als der französische Forscher und habe damals aus meiner Deutung heraus sehr weitgehende Schlüsse gezogen. Ohne Kenntnis der Ergebnisse Hofkers kam ich wie dieser holländische Autor zu der Überzeugung, daß die Mikrosporen die haploide Phase darstellen¹⁾.

Mein erstes Objekt für den Versuch, die Mikrosporenfrage auf karyologischem Wege zu lösen, war *Biddulphia sinensis* Greville. Das zweite, *Coscinodiscus apiculatus* Ehrbg., schien mir in seinem ganzen Verhalten, also nicht bloß in karyologischer Beziehung, den Beweis zu erbringen, daß ich seinerzeit richtig gesehen hatte. J. Hofkers Auffassung und meine eigene, die bereits bezüglich des ersten von mir untersuchten Falles von G. Karsten²⁾ anerkannt wurde, ist jedoch von L. Geitler³⁾ wegen unzureichender Begründung beanstandet worden, nachdem vorher schon B. M. Persidsky⁴⁾ behauptet hatte, die Mikrosporen könnten überhaupt keine Gameten sein.

Die Reduktionsteilung wird von dem russischen Autor an eine andere Stelle verlegt. Sie soll vor der Bildung der Auxosporen stattfinden und in einen Autogamievorgang auslaufen; die Auxospore soll also das Produkt eines unterdrückten, bzw. zurückgebildeten, Sexualvorgangs sein. Hatte nun Geitler 1931 diese Meinung als die „wahrscheinlich“ „richtige“ bezeichnet (l. c., S. 9), so möchte er sie neuerdings⁵⁾ doch wieder modifiziert wissen (l. c., S. 11—12). Ich selber

1) P. Schmidt, Ist die scharfe Trennung zwischen zentrischen und pennaten Diatomeen haltbar? Reduktion usw. Intern. Rev. d. ges. Hydrob. u. Hydrogr. 1927, 17. Bd., Heft 5/6, S. 274—288.

P. Schmidt, Sind die Mikrosporen Diatomeengameten oder Parasiten? usw. Intern. Rev. d. ges. Hydrob. u. Hydrogr. 1928, Bd. 19, Heft 1/2, S. 156—171.

2) G. Karsten, Bacillariophyta (Diatomeae) in den „Natürlichen Pflanzenfamilien“ von Engler und Prantl, 2. Aufl., 2. Bd., 1928, S. 105—303.

G. Karsten, Bacillariophyta (Diatomeae) in der 2. Aufl. des Handwörterbuchs der Naturwissenschaften, 1. Bd., 1931, S. 660—668.

3) Siehe S. 235, Anm. 7.

4) Siehe S. 235, Anm. 6.

5) L. Geitler, Der Formwechsel der pennaten Diatomeen (Kieselalgen). Archiv für Protistenkunde, 78. Bd., 1932, Heft 1, S. 1—226.

habe bereits zweimal kritisch zu der Persidskyschen Ansicht Stellung genommen¹⁾. Wir sehen, daß die Anschauungen über den Kernphasenwechsel der Centrales völlig auseinandergehen. Alles ist hier ins Fließen gekommen.

Ich wußte schon vor Persidskys und Geitlers Kritik an meinem Standpunkt, daß es notwendig war, meine früheren Ergebnisse auf eine umfassendere Grundlage zu stellen. Wie dringend nötig das sei, wurde mir zunächst klar, als ich in *Coscinodiscus apiculatus* Ehrbg. eine zentrische Form kennengelernt hatte, die wie *Ikaris* Species die üblichen Chromosomenbilder zeigt. Ich musterte deshalb 1929/30 alle meine *Biddulphia*-Präparate und das noch vorhandene Restmaterial von neuem durch und mußte immer mehr bedauern, daß mir seinerzeit für diese wichtigen Untersuchungen ein so wenig ergiebiges Material zur Verfügung gestanden hatte. Ich stellte fest, daß ich sehr wohl auch zu einer anderen Deutung der Chromosomenbilder bei *Biddulphia sinensis* hätte gelangen können, wenn ich nur das richtige Material besessen hätte, nicht in erster Linie reichlicheres, als vielmehr zu günstigeren Tageszeiten gesammeltes und mit einem geeigneteren Mittel fixiertes. Wie unberechenbar die verschiedenen Objekte sich diesen beiden Faktoren gegenüber verhalten, wird ja immer wieder in der karyologischen Literatur betont. Und ist schon im allgemeinen das Arbeiten mit Material schwierig, das man nicht selber hat fixieren und weiterbehandeln können, so spielte im vorliegenden Falle auch noch die Hämatoxylin-Färbung eine besondere, ja die entscheidende Rolle, wie wir später sehen werden.

So hielt ich es für die nächste unerläßliche Aufgabe, das Plankton an Ort und Stelle systematisch zu allen Tageszeiten nach Zellteilungen zu durchmustern, um im günstigsten Augenblick, namentlich bei einsetzender Sporulation, mit dem richtigen Fixiermittel zufassen zu können.

Herr Professor Dr. G. Karsten, mit dem ich im Laufe des Jahres 1930 wiederholt über diese Dinge sprach, und Herr Professor Dr. K. Noack, der damalige Direktor des Botanischen Institutes der Universität in Halle a. S., befürworteten diesen Plan. Die Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft ermöglichte mir einen längeren Aufenthalt auf Helgoland. Das Preußische Provinzialschulkollegium in Magdeburg, dem ich damals unterstand, gewährte trotz der Not der Zeit den erforderlichen Urlaub. Herr Professor Dr. Mielck, der Direktor der Staatlichen Biologischen Anstalt auf

1) Vgl. S. 235, Anm. 5, l. c. S. 95—99. Außerdem Zeitschr. f. Bot., 22. Bd., 1930, S. 459—461.

Helgoland, und seine Mitarbeiter endlich zeigten von Anfang an freudlichstes Entgegenkommen. Ihnen allen danke ich herzlichst.

So gelang es mir, während der Zeit von Ende Juli bis Ende September 1931 einen Einblick in die hochsommerlichen Planktonverhältnisse um Helgoland zu gewinnen — die unumgängliche Vorbedingung für jede weitere Verfolgung des Mikrosporenproblems in dieser Meeresgegend! — und außerdem wirklich brauchbares zytologisches Material in größerer Menge zu fixieren, wovon bisher erst ein kleiner Teil ausgewertet werden konnte.

Bei der Abfassung der vorliegenden Arbeit wurde mir Kürze zur Pflicht gemacht. Das gibt ihr freilich mehr den Charakter eines vorläufigen Berichtes. Vor allem bedauere ich, daß weniger Raum für die Abbildungen zur Verfügung steht, als bei der Wichtigkeit des Falles *Biddulphia* wünschenswert gewesen wäre. Ich hoffe, daß sich bald Gelegenheit bietet, die Ergänzungen in einem anderen Zusammenhange zu bringen.

1. Das Helgoländer Plankton und die *Biddulphia*-Mikrosporen im Hochsommer 1931.

Der Hochsommer des Jahres 1931 war ein für die Untersuchung der Mikrosporenfrage besonders ungünstiger. Die äußerst unbeständige Witterung beeinflusste die Menge und die Zusammensetzung des Planktons derart, daß ich in den ersten 10 Tagen meines Aufenthaltes fast gar keine *Biddulphien* vorfand. Im ersten Drittel des August kamen diese endlich gegenüber den anderen Planktonten auf; bis dahin herrschten Copepoden, *Noctiluca*, Ceratien und Rhizosolenien vor. Es wurde fast Mitte August, ehe die ersten Mikrosporen in *Biddulphia sinensis* Greville auftraten, schnell vorübergehend und nur spärlich. Von der zweiten Augushälfte an schwankte die Menge der *Biddulphien* auf und ab, bis im letzten Septembertertel, kurz vor meiner nicht mehr aufschiebbaren Abreise, eine förmliche Wasserblüte der genannten Spezies aufwucherte, nachdem Mitte September eine zweite, wieder nur wenige Tage dauernde, Sporulation eingesetzt hatte (etwa 1 sporulierende Zelle von 150—200 vegetativen).

Die Mikrosporenproduktion erfolgte 1931 besonders unberechenbar und unerklärlich. Herr Dr. Schreiber hatte die Liebenswürdigkeit, mir alles zu Kulturversuchen nötige Arbeitsgerät beizeiten zur Verfügung zu stellen. Die Kultivierung der Schwärmer glückte jedoch nicht, weil das natürliche Ersatzmaterial in beiden Sporulationsperioden nach wenigen Tagen aus dem Plankton verschwand. Mußte ich aber

auch auf die Lösung der Aufgabe am lebenden Material verzichten, so sind die Bemühungen doch wohl nicht ganz vergeblich gewesen, und ich hoffe, die gemachten Erfahrungen bei einem späteren Aufenthalt verwerten zu können. Bergon¹⁾ berichtet über ähnliche Mißerfolge bei der Lebendbeobachtung seiner Spezies. Daß ich Erfolge in anderer Richtung erzielte, ist schon gesagt worden.

Dem Überblick über das Auf und Ab des hochsommerlichen Planktons mögen einige Bemerkungen über die allgemeinen Faktoren vorausgeschickt werden, die das Planktonbild dieser Gegend beeinflussen, sowie einige Bemerkungen über die Wirkung der im Hochsommer 1931 vorherrschenden Witterung.

a) Die das Helgolandplankton beeinflussenden allgemeinen Faktoren.

Das Helgoländer Gesamtplankton ist zunächst abhängig von dem in der Deutschen Bucht kreisenden Gesamtstrom und von einer Reihe kleinerer, in der Nähe der Insel kreisender Teilströme. Das veranschaulicht der vom Marineobservatorium in Wilhelmshaven herausgegebene Hessensche Atlas²⁾. Speziell im August bilden sich sodann beim Nachlassen der Nordatlantischen und der Kanalströmung unter gleichzeitigem Vordringen baltischen Wassers Stromwirbel in der nördlichen und südöstlichen Nordsee. In diese die eigentliche Deutsche Bucht füllenden Zirkel hinein arbeiten weiterhin immer neue aus südwestlicher und nordwestlicher Richtung heran-drängende Wassermassen (Wulff l. c. Fig. 74).

Von gewisser Bedeutung sind sodann die Tidenströme. Zweimal täglich werden von Nordwesten her gewaltige Wassermengen zwischen der Hauptinsel und der sogenannten Düne hindurch in der Richtung auf die Elbmündung zu gedrückt; zweimal an jedem Tage werden ebenso große Mengen durch diese Enge zurückgesogen. Die Strömung erreicht, dem Auge sichtbar, in der etwa 1½ km breiten Rinne zwischen der Hauptinsel und der Düne die Geschwindigkeit von durchschnittlich 4 km in der Stunde. Die Planktonfischer der Biologischen Anstalt nutzen das aus, indem sie das Boot bei steigendem oder fallendem Wasser an einer Boje festlegen und den Tidenstrom durch das Netz laufen lassen. Das Plankton, das durch die vorher genannten Zirkelströme in breiten Streifen über die Deutsche Bucht verteilt wird, muß

1) P. Bergon, Les processus de division, de rajeunissement de la cellule et de sporulation chez le *Biddulphia mobiliensis* B., extrait du Bulletin de la Société Bot. de France, tome 54, 1907.

2) K. Hessen, Karten der Strömungen in der Nähe von Helgoland. Veröffentlichung des Marineobservatoriums in Wilhelmshaven, 1929.

im Umkreis der Insel dem mächtigen Zuge dieses gewaltigen Doppeltrichters folgen. Wie sehr die Tiden das auf der sogenannten Binnenreede gefischte Plankton bestimmen, vermag man richtig einzuschätzen, wenn man die Menge und Zusammensetzung stündlich vorgenommener Fänge nur eines einzigen Tages miteinander vergleicht. Man wird eine dauernde Änderung feststellen. Wegen dieses Fluktuiierens eignet sich das Binnenreeden-Plankton für manche Zwecke nicht.

Von größter Wirkung sind ferner noch zwei andere Faktoren: Der Wasserstand der in die Deutsche Bucht einmündenden Flüsse und der Wind.

Der Salzgehalt des Wassers beträgt zwischen der Küste und dem Helgoländer Gebiet 31—32 pro mille. Im Frühjahr wird die Linie 31,00 weit nach NW hinausgeschoben, um im Laufe des Sommers und Herbstes wieder gegen die Küste zurückgedrängt zu werden [Wulff¹⁾ l. c. p. 548]. Diesem jahresperiodischen Hin und Her vermögen in extremen Fällen jahreszeitliche Besonderheiten den Charakter des Regelmäßigen zu nehmen. So kann ein niederschlagsreicher Sommer die genannte Salzgehaltslinie in ihrer Rückkehr aufhalten und unter Umständen wieder etwas vorrücken lassen; oder der durch die Kraft heftiger Nordwestwinde hervorgerufene, oft mehrere Tage andauernde Wellengang führt salzhaltigeres Wasser herein und begünstigt bei der nicht allzu großen Tiefe der Deutschen Bucht die Durchmischung des salzärmeren Wassers mit dem salzreicheren. Aus der Kombination der genannten Faktoren aber ergeben sich Komplikationen.

Die Menge des in die Nordsee beförderten Süßwassers beeinflusst natürlich auch den Nährstoffgehalt des Meerwassers. Und da dem Winde nicht bloß eine das Plankton vorwärts treibende oder es zurückdämmende Kraft zukommt, sondern auch jene das Nährmedium durcheinandermischende, so sind schon diese beiden Faktoren von größter Bedeutung für die Zusammensetzung und die Menge des Planktons.

Normalerweise müßten sich die Holoplanktonen (Euplanktonen) und die Meroplanktonen (die neritischen Formen) in diesem ständig durchgemischten Meeresabschnitt das Gleichgewicht halten. Indes gerade jenes Neben-, Mit- und Gegeneinander von zirkulierenden Strömungen, von Gezeitenstrom, Salzwasser, Süßwasser und Wind, sowie die damit zusammenhängenden Schwankungen der physikalischen und chemischen Verhältnisse verhindern die gleichmäßige Verteilung jener beiden Arten des Planktons

1) Wulff, Die chemischen und physikalischen Eigenschaften des Meerwassers. *Tabulae Biologicae*, 4. Bd., S. 538—619.

und jede größere Konstanz. Das Gleichgewicht wird häufig verändert, und zwar in einem niederschlagsreichen Sommer, namentlich bei südlichen und östlichen¹⁾ Winden, zugunsten der Meroplanktonen, bei heftigen westlichen und nördlichen Winden hingegen zugunsten der Holoplanktonen. Plankton, das in anderen Jahren zur selben Zeit vorhanden war, kann auf diese Weise ausbleiben oder verschwinden, wenn es eben noch vorhanden war. Endlich ist nicht zu vergessen, daß heftiger Wind die flacheren Stellen in der Nähe der Insel oft dermaßen aufwühlt, daß mehr Grundorganismen und Detritus ins Netz gelangen als Planktonen.

Die Möglichkeiten, die sich aus dem Ineinandergreifen der genannten Faktoren ergeben, konnten soeben nur angedeutet werden. Aber selbst die Faktoren dürften mit den genannten noch nicht alle erfaßt sein. Das oft überraschende Auftauchen oder Verschwinden bestimmter Planktonen auf Kosten anderer und die häufig in ganz kurzen Intervallen erfolgenden Temperatur- und Salzgehaltsschwankungen in Tiefen unter 1—2 m deuten auf Tiefenströmungen, die anders laufen als jene Zirkelströme. Es hat aber im Rahmen dieser Arbeit keinen Sinn, Vollständigkeit zu erstreben und sich auf das Gebiet der Vermutungen zu begeben.

In dem Abschnitt über die das Planktonbild bestimmenden allgemeinen Faktoren sind bereits eine ganze Reihe eigener Erfahrungen verarbeitet worden. Ich werde mich im nächsten Abschnitt deshalb auf die Mitteilung solcher Beobachtungen beschränken, die sich auf den Einfluß der Witterung beziehen.

b) Die das Planktonbild des Hochsommers 1931 bestimmenden Witterungsmerkmale.

In dem Zeitraum vom 22. Juli bis zum 19. Sept. 1931, also in genau 60 Tagen, wehten während der Vormittagsstunden zwischen 7 und 11 Uhr um Helgoland an 39 Tagen westliche Winde (8 mal SSW, 2 mal SW, 6 mal WSW, 9 mal W, 3 mal WNW, 7 mal NW und 4 mal NNW), an je einem Tage Süd- und Nordwind und an 19 Tagen östliche Winde (3 mal SSO, 1 mal SO, 1 mal OSO, 3 mal Ost, 3 mal ONO und 8 mal NNO). Die östlichen Winde wehten in 2 Perioden zu 6 und 8 Tagen, nämlich vom 1. bis zum 6. Aug. schwach bis mäßig und vom 25. Aug. bis zum 1. Sept. schwach bis mäßig (1 mal NNO3). Die

1) Durch starke östliche Winde können aber auch die oberflächlichen Wasserschichten hinausgetrieben und tiefere Schichten mit Holoplanktonen angesaugt werden.

übrigen 5 Ostwindtage waren über den Gesamtzeitraum verteilt, demnach ohne Einfluß auf das Allgemeinbild. In 3 Fällen von diesen 5 handelte es sich obendrein um NNO der Windstärken 3—5, und es kann keine Frage sein, daß man diese 3 und den einen NNO3-Tag unter den vorhin genannten 8 NNO-Tagen in ihrer Wirkung besser zur Gruppe der Nordwindtage stellt; dadurch wird das Bild noch mehr zugunsten der nichtsüdlichen und nichtöstlichen Winde verändert.

Der Wind wurde in dem von der Biologischen Anstalt geführten Buch 7mal als „frisch“ (aus der Richtung SSW bis NNW), 2mal als „stürmisch“ (aus der Richtung SSW und W) und 5mal als NW4, NNW4, N4, NNO3 und NNO5 registriert. Es handelt sich um Vormittagsmessungen. An den Nachmittagen solcher Tage wurden nach edn Messungen der Wetterstation die Windstärken 5—7 erreicht.

Der Hochsommer 1931 war, wie aus diesen Angaben ersichtlich ist, auf Helgoland ein überaus windreicher und bei dem Vorherrschen von Winden aus südwestlicher bis nordwestlicher Richtung im ganzen Küstengebiet auch ein ausgesprochen niederschlagsreicher, unfreundlicher. Es gab in den genannten 60 Tagen nur 8 wirklich klare!

Einige Temperaturangaben mögen das Bild vervollständigen.

In den Tagen vom 22. Juli bis zum 6. Aug., also an 16 Tagen, waren in der Zeit zwischen 8 und 10 Uhr vormittags 9mal $16,0^{\circ}\text{C}$ Lufttemperatur erreicht und überschritten. In dem übrigen Abschnitt, vom 7. Aug. bis zum 19. Sept., also an 44 Tagen, wurden zur gleichen Tageszeit $16,0^{\circ}\text{C}$ nur in einem einzigen Falle überschritten. 18mal wurden in den genannten Stunden $14,0^{\circ}\text{C}$ und weniger, 7mal $13,0^{\circ}\text{C}$ und weniger, 2mal 12°C und weniger gemessen.

Die Abhängigkeit der gemessenen Lufttemperaturen von der Windrichtung war deutlich zu beobachten. Der erste NW des ganzen Zeitraumes brachte am 7. Aug. einen Sturz von $19,2^{\circ}\text{C}$ des vorhergehenden Tages auf $16,0^{\circ}\text{C}$; zwei weitere NW-Tage drückten diese Temperatur auf $13,8^{\circ}\text{C}$. Die wärmste Periode des Zeitraumes (zwischen dem 22. Juli und 6. Aug.) wurde von südwestlichen und östlichen Winden beherrscht. Nach der zweiten Ostwindperiode (vom 25. Aug. bis zum 1. Sept.) mit steigenden Temperaturen brachten 4 NNO-, 2 NNW- und 4 NW-Tage starke Abkühlung, die nur ganz langsam unter dem Einfluß schwacher Westwinde einer Erwärmung wich.

Der Hochsommer 1931 war, wie aus diesen Angaben hervorgeht, auch ein anormal kühler. Wie sehr aber die Lufttemperatur die Temperatur der Wasseroberfläche beeinflusste, möge ein Auszug aus den täglichen Messungen zeigen.

Wasser:	22. 7. 31, früh	8	Uhr	30	Min.	15,8° C,	Luft gleichzeitig	14,8° C.
	26. 7. 31, „	8	„	30	„	16,9° C,	„	15,8° C.
	30. 7. 31, „	9	„	00	„	16,0° C,	„	14,6° C.
	6. 8. 31, „	8	„	00	„	17,3° C,	„	19,2° C.
	12. 8. 31, „	8	„	00	„	16,2° C,	„	13,8° C.
	18. 8. 31, „	10	„	00	„	16,6° C,	„	16,0° C.
	24. 8. 31, „	10	„	00	„	16,1° C,	„	13,8° C.
	31. 8. 31, „	10	„	00	„	17,0° C,	„	15,0° C.
	13. 9. 31, „	8	„	00	„	15,0° C,	„	11,2° C.
	19. 9. 31, „	8	„	00	„	15,5° C,	„	15,0° C.

Wir sehen, daß die Temperaturschwankungen in beiden Medien parallel gingen. Ein Auf und Ab an der Oberfläche bedeutet aber einen ständigen Austausch zwischen höheren und tieferen Wasserschichten. So trat zu der horizontal wirkenden Kraft des Windes eine ständige vertikale Bewegung des Wassers; und auch diese trug natürlicherweise zur dauernden Veränderung des Planktonbildes bei.

Wir wenden uns nun der Frage zu, wie sich der Einfluß der auf den letzten Seiten erwähnten Faktoren im Erscheinen und Verschwinden des Planktons kund gab.

c) Das Planktonbild des Hochsommers 1931.

Vom 22. bis zum 29. Juli enthielt das botanische Plankton auf der Binnenreede fast nur Rhizosolenien und Ceratien, sehr wenig Coscinodiscen und Biddulphien, diese z. B. auch nicht in 3—6 m Tiefe. Das zoologische Plankton, vor allem Noctiluca und Copepoden, beherrschte die Oberfläche. Am 30. Juli erschien am Nachmittag *Biddulphia sinensis* zum erstenmal während meines Aufenthaltes reichlicher neben den Rhizosolenien, um aber schon am nächsten Morgen wieder zu fehlen. Eine hydrographische Fahrt mit dem Motorschiff des Institutes zeigte, daß Diatomeenplankton am 31. Juli nur im Norden, von der Heulboje ab, häufiger zu finden war. Die Proben vom Westen, Süden und Osten enthielten so gut wie nichts. Selbst im Norden war jedoch das Plankton so dünn, daß 8 m Sichttiefe gemessen wurden (gegenüber 6 m am 15. Aug. und 3,5 m am 31. Aug.). Auch eine Fischereifahrt des Motorschiffes am 1. Aug. bewies, daß Diatomeen in größerer Menge nur weiter nordwärts anzutreffen waren. Es kamen vor:

Am 25. Juli 31

(Binnenreede): *Biddulphia sinensis* Greville (spärlich),
Coscinodiscus concinnus W. Smith (spärlich),
Guinardia flaccida (Castr.) Peragallo (häufiger),
Rhizosolenia Shrubsolei Cleve (häufig),
 „ *Stolterfothii* Peragallo (häufig),
Ceratium fusus Ehrbg. (häufig).

Am 30. Juli 31

(Binnenreede): *Biddulphia sinensis* Grev. (häufiger),
 „ *rhombus* (Ehrbg.) W. Smith (häufiger),
Coscinodiscus concinnus W. Smith (spärlich),
 „ *radiatus* Ehrbg. (spärlich),
Rhizosolenia Stolterfothii Peragallo (häufig),
 Viel *Noctiluca*, viel Copepoden, viel *Peridinium divergens* Ehrbg.
 Viel Grunddiatomeen, losgerissene Rhodophyceen und
 Phaeophyceen, Detritus.

Am 1. Aug. 31

(Fischerei-

fahrt): *Biddulphia sin.* Grev. (häufig),
 „ *rhomb.* (Ehrbg.) W. Smith (nicht selten),
Coscinodiscus rad. Ehrbg. (selten),
 „ *centr.* Ehrbg. (selten),
Chaetoceras boreale Bailey (häufig),
Eucampia zoodiacus Ehrbg. (häufig),
Hyalodiscus stelliger Bailey (häufig),
Lauderia borealis Gran (häufig),
Melosira sulcata (Ehrbg.) Kützing (häufig),
Rhizosolenia semispina (Hensen) Gran (häufig),
 „ *Shrubsolei* Cleve (häufig),
 „ *Stolterfothii* Peragallo (häufig),
Thalassiosira condensata Cleve (häufig),
 Viel *Noctiluca*, viel Copepoden, Tunicatenlarven.
Ceratium furca Ehrbg., *Ceratium tripos* O. F. Müller,
Diplopsalis lenticula Bergh, *Peridinium divergens*
 Ehrbg. *Coccolithinien*.

Erst am 3. Aug. kam *Biddulphia sinensis* gegenüber den *Rhizosolenien* auf; und mit ihr stellten sich die am 1. Aug. nordwärts gefundenen Diatomeen ein, außerdem *Bacteriastrum varians* und *Guinardia flaccida* (vgl. 25. Juli).

So sehen wir, daß das vorher sehr artenarme Plankton mit dem Aufkommen schwacher Ostwinde sich mit einem Mal bereicherte. Doch wird man den Ostwind allein nicht als die Ursache ansprechen dürfen. Wir werden Planktonzunahme auch bei nichtöstlichen Winden kennen lernen. Bei der Verflochtenheit der Faktoren können die Dinge nicht einfach und eindeutig zu Tage liegen.

Am 5. Aug. wurden Ketten von *Biddulphia sinensis* Greville zu 4—6 Zellen und von *Biddulphia regia* (Schulze) Ostenfeld sogar zu 10—12 Zellen beobachtet. Aber am 6. Aug. kamen Gewitter mit heftigen Böen auf, der SSO-Wind sprang auf NW, und die Diatomeen verschwanden für 2 Tage fast völlig. Am 8. Aug. fanden sich vorübergehend spärliche *Biddulphien* ein, um noch einmal bis zum 10. Aug. zu fehlen. Am 11. Aug. zog dann bei mäßigem NW wieder eine größere Menge *Bidd. sinensis* mit Auxosporen und Mikrosporen herauf, und das hielt bei schwachen westlichen Winden bis zum 15. Aug. an. Leider vernichtete dann starker Seegang alle Aussichten. Der Wind pendelte zuerst zwischen SSW und W und drehte dann über NW auf N und NNO. Vom 16. Aug. ab war das Plankton sehr wechselnd. Bis zum 25. Aug. fanden sich bald mehr, bald weniger Diatomeen, und unter den gerade vorhandenen waren die *Biddulphien* sehr verschieden stark vertreten. Mikrosporen tauchten in vereinzelt Fällen noch einmal am 19. Aug., 22. Aug. und 23. Aug. auf; dann war diese Entwicklungsperiode zu Ende. Dafür war die Zeit für die von M. Zuelzer beschriebene parasitische Amöbe gekommen¹⁾.

Das Plankton dieser ersten Sporulationsperiode mag dnrch einen Fang vom 14. Aug. veranschaulicht werden.

Am 14. Aug. 31

(Binnenreede): *Biddulphia sinensis* Grev. (vorherrschend),

„ *regia* (Schulze) Ostenfeld (selten),

„ *rhombus* (Ehrbg.) W. Smith (selten),

Chaetoceras densum Cleve (häufiger),

Coscinodiscus centralis Ehrbg. (vereinzel),

„ *concinus* W. Smith (vereinzel),

„ *Granii* Gough (häufiger),

Hyalodiscus stelliger Bailey (vereinzel),

Melosira sulcata (Ehrbg.) Kützing (selten),

Rhizosolenia Stolterfothii Peragallo (vereinzel).

Viel Copepoden, Nauplius- und Cyphonauteslarven,

Vorticellen, wenig Chaetognathen; losgerissene

Grunddiatomeen.

Am 25. Aug. begann mit schwachem NNO-Wind eine kurze Schönwetterperiode. Bei allmählich sich be-

1) M. Zuelzer, Über eine Amöbeninfektion bei Diatomeen. Festband aus dem Reichsgesundheitsamt, 57. Bd., 1926, S. 821—835.

M. Zuelzer, Über *Amoeba Biddulphiae* n. sp., eine in d. mar. Diat. *Bidd. sin.* Grev. parasitierende Amöbe. Arch. f. Protistenkunde, 57. Bd., 1927, S. 247—284.

ruhigendem Wetter zog wieder reichliches Plankton heran, und eine Nachtfahrt vom 26.—27. Aug. ergab eine recht erfreuliche Ausbeute, wenn auch nicht die gesuchten Auxosporen und Mikrosporen. Es waren jetzt die meisten der Diatomeen vertreten, die um Helgoland in dieser Jahreszeit vorkommen können¹⁾, darunter *Thalassiosira condensata* Cleve mit Auxosporen. Einen Überblick mag das Plankton vom Nachmittag des 31. Aug. bieten. Es wurde bei schwachem SO und klarem Himmel um 17 Uhr gesammelt.

Am 31. Aug. 31

(Binnenreede-

Nord): *Bacteriastrum varians* (hyalinum Lauder),
Bellerochea malleus (Brightwell) van Heurck,
Biddulphia rhombus (Ehrbg.) W. Smith,
 „ *sinensis* Greville,
Chaetoceras densum Cleve,
 „ *boreale* Bailey,
Coscinodiscus centralis Ehrbg.,
Eucampia zoodiacus Ehrbg.,
Guinardia flaccida (Castr.) Peragallo,
Lauderia borealis Gran,
Melosira sulcata (Ehrbg.) Kützing,
Rhizosolenia Stolterfothii Peragallo,
 „ *semispina* Hensen,
Thalassiosira condensata Cleve,
Triceratium alternans Bailey.
Ceratium fusus Ehrbg., *Ceratium furca* Ehrbg., *Ceratium tripos* O. F. Müller, *Chaetognathen*, Grunddiatomeen.

Dieses Plankton war so gut wie rein pflanzlich; es bestand zur Hälfte aus Euplanktonten und zur anderen Hälfte aus neritischen Formen. Trotz ruhigen Wetters befanden sich aus den vorhergehenden Tagen noch Grunddiatomeen im Fang.

Schon am nächsten Morgen war die Zusammensetzung eine völlig andere. Es fehlten *Bacteriastrum*, *Bellerochea*, *Biddulphia rhombus*, *Coscinodiscus centralis*, *Eucampia*, *Guinardia*, *Lauderia*, *Melosira sulcata*

1) Vgl. H. H. Gran „Nordisches Plankton“ (Brandt-Apstein), Kiel und Leipzig 1908.

Vgl. auch *Microscopic life in the sea* (reprinted from „Marine Plankton“ by Johnstone, Scott and Chadwick, University Press of Liverpool, 1930).

Vgl. ferner Fr. Hustedt, *Die Kieselalgen Deutschlands usw.* in Rabenhorsts Kryptogamenflora, Neuauflage Leipzig 1927ff., VII. Bd.

und *Rhizosolenia semispina*, sowie alle drei Ceratien und die Chaetognathen. Dafür waren neu aufgetaucht: *Biddulphia mobiliensis* Bailey und *Coscinodiscus concinnus* W. Smith, ferner Copepoden, Echinodermenlarven und wenige Noctilucen. Und während am vorhergehenden Nachmittag sich die Diatomeen ungefähr das Gleichgewicht hielten, dominierte am 1. Sept. wieder *Biddulphia sinensis*. Der Bestand war folgender:

Am 1. Sept. 31

(Binnenreede): *Biddulphia sinensis* Greville (reichlich),

„ *mobiliensis* Bailey (selten).

Chaetoceras boreale Bailey mit Dauersporen (nicht selten),

Chaetoceras densum Cleve (nicht selten),

Coscinodiscus concinnus W. Smith (selten),

Rhizosolenia Stolterfothii Peragallo (selten).

Thalassiosira condensata Cleve (selten),

Triceratium alternans Bailey (selten).

Viel Copepoden, weniger Echinodermenlarven, spärliche Noctilucen.

Mit dem Abend des 1. Sept. begann eine abermalige, sehr schlimme Schlechtwetterperiode, die erst aufhörte, als die vorherrschend nordwestlichen Winde sich auf W und SW zurückdrehten. Nach eingetretener Beruhigung folgte vom 15. Sept. ab eine zweite Mikrosporenperiode (keine Auxosporen).

Von der Mitte des Monats September ab kam *Biddulphia sinensis* wieder gegenüber den anderen Planktonten auf und zeigte nun eine ständige, nur am 20. und 21. Sept. durch heftige Nordwestwinde unterbrochene, Zunahme. In den Tagen vom 15. Sept. bis zum 18. Sept. entwickelten sich durchschnittlich 0,75 % der vegetativen Zellen zu Sporangien (Einern). Doch hielt diese Sporulation keineswegs Schritt mit der Vermehrung der Zellen, so daß sich am 24. Sept., einen Tag vor meiner Abreise, nur noch verhältnismäßig wenig Mikrosporenstadien in den Fängen fanden. Die Zeit der Massenentfaltung von *Biddulphia sinensis*, auf die mich die Herren der Biologischen Anstalt von Anfang an vertröstet hatten, war diesmal sehr spät gekommen, so daß ich lediglich noch Ergebnisse für karyologische Untersuchungen erzielen konnte.

Durch systematische Nachtfänge gelang es mir, die Anfangsstadien zu fixieren, die ich in keiner der im nächsten Teil erwähnten Materialsammlungen hatte finden können, nämlich die

Mutterzellen, Einer und Zweier in allen Phasen der Kernteilung.

Vom 5. Sept. bis zum 11. Sept. hatten nördliche Winde starken Wellengang hervorgerufen; vom 12. Sept. an war bei westlichen Winden eine wesentliche Beruhigung eingetreten. Das Phytoplankton des 10. Sept. war recht kümmerlich.

Am 10. Sept. 31

(Binnenreede): *Biddulphia rhombus* (Ehrbg.) W. Smith (wenig),

„ *sinensis* Greville (wenig),

Coscinodiscus concinnus W. Smith (wenig),

Rhizosolenia semispina Hensen (wenig),

„ *Stolterfothii* Peragallo (wenig),

Triceratium alternans Bailey (wenig),

Ceratium furca Ehrbg. (wenig), *Ceratium tripos*
O. F. Müller (wenig),

Peridinium divergens Ehrbg. (wenig), Coccolithineen
(wenig).

Viel losgerissene Phaeophyceen und Rhodophyceen,
viel Grunddiatomeen, Massen von Copepoden und
Chaetognathen.

Nach dem 12. Sept. wurde das Phytoplankton reichhaltiger. Am 17. Sept. zeigte sich z. B. folgender Bestand:

Am 17. Sept. 31

(Binnenreede): *Actinopterychus undulatus* (Bailey) Ralfs (häufiger),

„ *splendens* (Shadb.) Ralfs (seltener),

Biddulphia mobiliensis Bailey (selten),

„ *rhombus* (Ehrbg.) W. Smith (häufiger),

„ *sinensis* Greville (häufig),

Cerataulus Smithii Ralfs (häufiger),

Chaetoceras sociale Lauder (selten),

Coscinodiscus concinnus W. Smith (selten),

„ *excentricus* Ehrbg. (selten),

„ *oculus iridis*, var. *borealis* (selten),

„ *radiatus* Ehrbg. (selten),

„ *Rothii*, var. *Normani* (Greg.) van Heurck
(selten),

Ditylum Brightwellii (West) Grunow (häufiger),

Eucampia zoodiacus Ehrbg. (häufiger),

Guinardia flaccida (Castr.) Peragallo (häufiger),

Hyalodiscus stelliger Bailey (selten),

Lithodesmium undulatum Ehrbg. (häufiger),
" *moniliformis* (Müll.) Agardh (selten),
Rhizosolenia semispina Hensen (häufig),
Triceratium favus Ehrbg. (selten).
Außerdem *Peridinium divergens* Ehrbg., *Ceratium*
tripos O. F. Müller; *Amoeba Biddulphiae* n. sp.
M. Zuelzer, Vorticellen. Naupliuslarven.

Am 24. Sept. war jedoch *Biddulphia sinensis* über alle anderen Planktonten hinweggewuchert; sie war nach und nach, um einen Ausdruck der Zoologen zu gebrauchen, zur „Wasserpest“ geworden. Das Plankton enthielt jetzt:

Am 24. Sept. 31

(Binnenreede): *Biddulphia sinensis* Greville (in ungeheuren Massen),
Chaetoceras densum Cleve (selten),
Coscinodiscus centralis Ehrbg. (selten),
" *concinus* W. Smith (selten),
Eucampia zodiacus Ehrbg. (häufiger),
Rhizosolenia semispina Hensen (selten).
Daneben nicht sehr häufig *Ceratium furca* Ehrbg.,
Nauplius- und Annelidenlarven.

d) Ergebnisse.

Das erste Ergebnis der Vergleichung meiner innerhalb und außerhalb der Binnenreede durchgeführten Fänge war die Erkenntnis, daß das auf der Binnenreede gefischte Plankton nicht ohne weiteres ein Bild von den Verhältnissen in der Umgebung der Insel zu bieten vermag. Mächtiger als die Tidenströme sind offenbar die oben genannten Stromwirbel, die zirkulierenden Ströme und heftige westliche und nördliche Winde. Durch die Tiden wird unter Umständen auch qualitativ nur ein Teil des umgebenden Planktons erfaßt.

Mäßige östliche Winde sind einer Zunahme des Binnenreedenplanktons günstig. Dafür spricht das Planktonbild während der erwähnten zwei Schönwetterperioden. Dahin deutet auch die Erfahrung der mit dem Planktonfang vertrauten Anstaltsfischer. Sie pflegen zu sagen: „Wenn wir Ostwind bekommen, dann ändert sich die Strömung, und wir bekommen Diatomeen“.

Schwache bis mäßige Westwinde sind andererseits der Zunahme des Planktons nicht hinderlich, wie die zwei Mikrosporenperioden im August und im September 1931 zeigen. Nur

heftige Winde westlicher und nördlicher Richtung scheinen stets nachteilig zu wirken.

Zu manchen Zeiten wurde nur im Norden der Insel, etwa von 4—6 Seemeilen Entfernung ab, reichhaltiges Plankton gefunden. Diese Beobachtung gestattet im Verein mit den eben mitgeteilten Erfahrungen die Annahme, daß die vorhergegangenen starken westlichen Winde dieses von einer ostwestlichen Strömung herangeführte Plankton aufgestaut hatten. Ostwinde würden dann, so dürfte man weiter schließen, den Lauf dieser Strömung unterstützen¹⁾; schwache Westwinde könnten ihn nicht ganz zum Stehen bringen. Erst starke Winde westlicher Richtung würden stauend wirken, während heftige Winde dieser Richtung ein unübersichtliches Durcheinander hervorrufen. Kommt jener angestaute Planktonstreifen, so müßte man folgern, in den Wirkungsbereich der Tidenströme — das dürfte bei nachlassenden westlichen Winden und erst recht bei Ostwind geschehen —, so gelangt ein mehr oder weniger großer Teil von ihm in die Binnenreede.

Wohin das Plankton in den Sturmtagen gerät, wäre noch festzustellen.

Das zweite, zunächst überraschende, Ergebnis der mitgeteilten Beobachtungen ist die Feststellung, daß die Mikrosporen nicht während der beiden Schönwetterperioden auftraten, sondern in beiden Fällen erst einige Zeit darauf. Zum ersten Male wurden sie nach 5 Tagen heftiger West- bis Nordwestwinde beobachtet, zum zweiten Male war sogar eine 14 Tage lange Schlechtwetterperiode mit heftigsten Nordwestwinden vorangegangen. Die Sporulation erfolgte dann beide Male bei schwachen westlichen Winden und wurde in beiden Perioden durch heftige westliche Winde aus dem Gesichtskreis gerückt.

Im August schwankte während der betreffenden Tage die oberflächliche Wassertemperatur auf der Binnenreede zwischen 16,2° C und 16,7° C, im September aber zwischen 15,4° C und 15,6° C. Die entsprechenden Lufttemperaturen lagen gegen 10 Uhr früh zwischen 13,8° C und 15,8° C im August und zwischen 12,8° C und 15,0° C im September. Der Himmel war in beiden Sporulationsperioden meist bedeckt; im August regnete es häufig, im September war es meist diesig, morgens bis gegen 10 Uhr sogar stark neblig. Auxosporen von *Bidd. sin.* wurden im August vereinzelt während der Sporulation gefunden, im September dagegen etwa 14 Tage vorher.

1) Vgl. jedoch S. 241, Anm. 1.

Es ist nicht möglich, hier klar zu sehen, und es wäre schon ein Gewinn, wenn man überhaupt zunächst einmal wüßte, woher das Plankton nach dem Aufhören der Nord- und Nordwestwinde kam und wohin es in den Sturmtagen geriet, ob es in die Tiefe gewirbelt oder in den innersten Winkel der Deutschen Bucht getrieben wurde, ob während dieser Zeit in der nicht aufgewühlten Tiefe oder im Schutz der Küste und der Inseln die Mikrosporenbildung weiterging, ob das also im salzreicheren Meerwasser oder im Bereich des Flußwassers geschah, ob die Mikrosporenbildung anderswo in einem Gange erfolgte und nicht wie um Helgoland in zwei scharf voneinander getrennten Perioden.

Ich versuchte in jenen Tagen, den Salzgehalt, die Sauerstoff- und Kohlensäure-, sowie die pH-Verhältnisse auf der Binnenreede festzustellen; meine Ermittlungen haben mir jedoch keinen Aufschluß über die äußeren Bedingungen verschafft, so daß ich von einer Mitteilung der nicht eindeutigen Ergebnisse absehen muß.

Damit ist nur die eine Möglichkeit, hier weiterzukommen, angedeutet. Die andere Möglichkeit wären Kulturen. Herr Geheimrat Professor Dr. Oltmanns wies mich in jenen Tagen immer wieder darauf hin. Ich habe bereits erwähnt, woran diese Bemühungen scheiterten; ich werde sie fortsetzen.

2. Die Tagesperiodizität der Mikrosporenstadien von *Biddulphia sinensis*.

In dem Mikrosporenmaterial, daß mir seinerzeit Herr Professor Dr. G. Karsten zur Verfügung stellte, fehlten die Mutterzellen und Einer ganz, und auch die Zweier waren äußerst selten; erst die nächsten Stadien, die Vierer, Achter usw. kamen häufiger vor, Mitosen aber fast nur in den späteren Stadien. Das Material war am 27. Aug. 1925 gegen Mittag und Mitternacht gefischt worden.

Im Winter 1930/31 überließ mir sodann Herr Privatdozent Dr. K. Mothes in Halle a. S. freundlicherweise mehrere Sammelgläser mit *Biddulphien*-Material, das er im August 1930 in den frühen Morgenstunden fixiert hatte. Auch hier waren die Anfangsstadien nicht zu finden und Mitosen äußerst spärlich.

Als während meines Aufenthaltes auf Helgoland am 11. Aug. 1931 die ersten Mikrosporen aufraten, machte ich zunächst Stichproben. Ich untersuchte mehrere Tage lang zwischen 8 Uhr morgens und 4 Uhr nachmittags. Stets fanden sich früh zwischen 8 und 9 Uhr Vierer und Achter, mittags zwischen 12 und 2 Uhr Achter und Sechzehner, nachmittags gegen 4 Uhr aber Sechzehner und die ersten Zweiunddreißiger.

Niemals wurden lebensfrische Zweier oder Einer etwa noch nachmittags gefunden. Jetzt war mir klar, daß die Anfangsstadien in den frühesten Morgenstunden und die Schlußstadien in den späten Abendstunden oder über Nacht gesucht werden mußten. Auf die Entwicklung der ersten Stadien in der Frühe hatte mich schon K. Mothes aufmerksam gemacht, und auch J. Hofker, dessen Mitarbeit am Mikrosporenproblem mir erst durch die freundliche Übersendung seiner Arbeiten bekannt geworden ist, vermutet die Anfangsstadien über Nacht (vgl. *Annales de Protistologie etc.*, S. 9).

Eine für die Nacht vom 15. zum 16. Aug. angesetzte Fahrt mußte leider in letzter Stunde unterbleiben, weil starker Wind und „eine andere Strömung“ (s. oben) das Plankton fast völlig verschwinden ließen. Erst allmählich kamen in den nächsten Tagen wieder Biddulphien mit sehr spärlichen Mikrosporen auf; diese verschwanden um den 22. Aug. herum ganz aus dem nun von neuem zunehmenden Plankton, und so war die erste Sporulationsperiode vorübergegangen, ohne daß ich am lebenden Material zu einer Entscheidung über die Weiterentwicklung der Schwärmer hatte gelangen können. Aber es stehen mir aus dieser Zeit wenigstens Kontrollfixierungen mit Mitosen zur Verfügung (aus 12 verschiedenen Tageszeiten), so daß Ergebnisse in anderer Richtung erzielt wurden.

Das Wetter war in der zweiten Augushälfte sehr wechselnd — eine Ausnahme machten, wie im vorigen Abschnitt gezeigt wurde, nur die Schlußtage diesen Monats —, und in der ersten Septemberhälfte folgte ein Unwetter dem anderen. Erst als die starken Winde abgeflaut waren, setzte am 15. Sept. die zweite Sporulationsperiode ein, und ich entschloß mich jetzt sofort zu einer systematischen Durchfixierung. Dabei benutzte ich die unten¹⁾ angegebenen Gemische von Bouin-Allen,

1) Bouin-Allen: 75 ccm gesättigte wässrige Pikrinsäure, 25 ccm reinstes Formol, 5 ccm Eisessig, 1,5 g Chromsäure, 2 g Harnstoff.

Flemming-Meves: 15 ccm 1%ige wässrige Chromsäure, 4 ccm 2%ige wässrige Osmiumsäure, ganz wenig Eisessig (10–20 Tropfen).

Gilson-Petrunkewitsch: 100 ccm in 50%igem Alkohol gesättigte Sublimatlösung, 18 ccm (und weniger!) Eisessig, 2 ccm Salpetersäure.

Helly: 100 ccm Aq. dest., 2 g Kaliumbichromat, 1 g Natriumsulfat, 5 g Sublimat, vor Gebrauch dazu 5 ccm reinstes Formol.

Hofker: Gleiche Teile von gesättigter wässriger Trichloressigsäure und von Eisessig.

Zenker: 100 ccm Aq. dest., 2 g Kaliumbichromat, 1 g Natriumsulfat, 5 g Sublimat, 5 ccm Eisessig.

In Bouin-Allen 4 Stunden, in Flemming-Meves bis 12 Stunden, in Gilson-Petrunkewitsch 12–24 Stunden, in Helly 6 Stunden, in Hofker 1 Stunde, in Zenker 12 Stunden.

Flemming-Meves, Gilson-Petrunkewitsch, Helly, Hofker und Zenker.

Um möglichst viel Mikrosporenphasen zu erhalten, fixierte ich tagsüber in einstündigen Intervallen; die letzten Nacht- und ersten Morgenstadien wurden in halbstündigen Abständen erfaßt. Der Erfolg war, daß ich die Anfangsstadien — die Mutterzellen, Einer und Zweier — bereits 1 Stunde vor Tagesanbruch in lebhafter Teilung vorfand. Es war am 17. Sept. früh um 5 Uhr noch völlig dunkel, als das Boot an der Anstaltsboje zwischen der Hauptinsel und der Düne anlegte. Das Meer war bei schwachem Westwind ruhiger als an den vorhergehenden Tagen. Der recht trübe Morgen dämmerte gegen 6 Uhr auf. Noch bis gegen 10 Uhr lagerte dichter Nebel auf dem Meer, und erst gegen 11 Uhr hellte es sich auf. Am gleichen Tage brachte mir der Führer des Anstaltsschiffes zwei Fänge mit, die er auf meine Bitte hin gelegentlich einer Fischereifahrt gegen Mittag bei dem Feuerschiff „Elbe I“ und gegen 2 Uhr nachmittags halbwegs zwischen der Insel und der Elbmündung mit Zenkerlösung fixiert hatte. Das Planktonbild war ungefähr dasselbe wie in der Nähe der Insel, und die Mikrosporenstadien stimmten mit den zur selben Zeit von mir fixierten überein.

In den nächsten Tagen führte ich eine Reihe von Kontrollfängen aus: doch habe ich bis zu meiner Abreise nie wieder so viel Phasen erfaßt wie in den Morgenstunden des 17. Sept. Ich bedauere nachträglich sehr, daß ich bei der Fülle dieser Arbeiten nicht mehr die Zeit fand, um auch die Nachtstunden zwischen 8 Uhr abends und 4 Uhr morgens genau so gründlich durchzukontrollieren wie die übrigen Zeiten. In den mir zur Verfügung stehenden Nachtfixierungen fand

Diese Gemische fixieren alle gut; doch erhielt ich die einwandfreiesten, klarsten Kernbilder mit der Feulgenschen Nuklealreaktion nur nach der Anwendung des Gemisches von Gilson-Petrunkewitsch. Es ist schwer zu sagen, woran das liegt. Die Literatur der letzten Jahre enthält eine Reihe widersprechender Angaben. Sicher scheint nur zu sein, daß sich gewisse Gemische nicht gut eignen. Ich erhielt — schon der Schwärzungen wegen — nach Flemmingfixierung nur undeutliche Kernbilder, obwohl mir in früheren Fällen die Nuklealreaktion auch danach gelungen war. Es scheint an der gewählten Fixier- und Hydrolysedauer zu liegen. Nach dem von Hofker zusammengestellten Gemisch gelang mir die NR ebenfalls nur unklar. Ich glaube nicht, daß das so sein muß. Ich habe dieses Mittel im übrigen als ein sehr brauchbares schätzen gelernt. Es eignet sich für viele Färbungen. Hofker selber empfiehlt Ehrlichs Hämatoxylin und Borrels Diamantfuchsin-Indigokarmin. Er beschrieb es in: *The study of Plankton by means of Canada balsam preparations*. Estratto dalle „*Publicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*“, Vol. 10, Fasc. 2, 1930.

ich nämlich nur wenig außerhalb der Sporangien befindliche Zweiunddreißiger und Vierundsechziger. Wo aber in den Sammelgläsern und Präparaten solche frei liegen, werden sie durch die Zertrümmerung von Sporangialzellen bei der Präparation frei geworden sein. Bei ihrer geringen Größe — man muß sie zum Nannoplankton rechnen — dürften sie durch die üblichen Fangvorrichtungen entkommen, gerade so wie etwaige Zygoten. Trotz dieser Lücke bedeuten die 28 Fänge aus der zweiten Sporulationsperiode neben den 12 Fängen aus der ersten eine wesentliche Grundlage für die karyologische Klärung des Falles *Biddulphia*.

Die Entwicklung der Schwärmer vollzieht sich also in ganz bestimmten Tagesintervallen. Und zwar begann die Bildung der Einer im September bereits 1 Stunde vor dem Beginn der Morgendämmerung (gegen 5 Uhr), um gegen Tagesanbruch (etwa um 6 Uhr) den Höhepunkt zu erreichen; ja es traten schon während der Dämmerung Zweier und Vierer, gelegentlich sogar Achter auf. 1 Stunde später (gegen 7 Uhr) fand ich durchweg Zweier und Vierer und immer mehr Achter; das letztgenannte Stadium wurde im September am häufigsten in den letzten Vormittagsstunden zwischen 10 und 12 Uhr beobachtet. Andererseits traten in dieser Zeit ab und zu bereits Sechzehner auf, deren Maximum in die Nachmittagsstunden zwischen 3 und 4 Uhr fiel; und vor der Abenddämmerung (gegen 6 $\frac{1}{2}$ Uhr) hatte schon das Zweiunddreißigerstadium voll eingesetzt. Da ich während der Nachtzeit in zahlreichen Fällen mehr als 32 Sporen in den Sporangialzellen fand, glaube ich, daß das Vierundsechzigerstadium als Schlußstadium in allen Fällen erreicht wird. Leider gelang es mir nicht, die Befreiung dieser letzten Schwärmer unter dem Mikroskop zu verfolgen.

Vergleicht man die Tageszeiten, während deren im August und September die einander entsprechenden Mikrosporenstadien zu finden waren, so fällt auf, daß die Anfangsstadien sich in den Morgenstunden des September sehr häuften, daß die Vierer, Achter und Sechzehner ungefähr 1—2 Stunden früher fertig waren als im August, und daß die Bildung der Zweiunddreißiger während der schon beträchtlich kürzeren Septembertage ebenfalls bis zum Eintreten der Dämmerung erfolgte. Das ist kaum anders zu deuten, als daß die an jedem Tage hervorgebrachte neue Generation von Schwärmern bis zum Anbruch der Nacht zu Ende entwickelt sein muß, weil die Befreiung der Zellchen aus den Sporangien normalerweise über Nacht stattfindet.

Der Unterschied der Tageslängen ist immerhin beträchtlich. Die Sonnenaufgangszeiten lagen vom 11. bis zum 15. Aug. zwischen 4 Uhr 34 Min. und 4 Uhr 40 Min., und vom 15. bis zum 19. Sept. zwischen 5 Uhr 32 Min. und 5 Uhr 39 Min.; das ist der Unterschied einer Stunde. Die entsprechenden Zahlen für die Sonnenuntergangszeiten sind: 19 Uhr 36 Min. bis 19 Uhr 20 Min. im August und 18 Uhr 18 Min. bis 18 Uhr 8 Min. im September; das ist der Unterschied von $1\frac{1}{4}$ Stunde. Berücksichtigt man nun die Wassertemperatur von $16,2^{\circ}$ — $16,7^{\circ}$ C im August und von $15,4^{\circ}$ — $15,6^{\circ}$ C im September, so bedeutet das demnach, daß die Mikrosporenstadien an den um $2\frac{1}{4}$ Stunde kürzeren Tagen bei rund 1° C niedrigerer Temperatur äußerlich wenigstens genau so weit gediehen, wie an den längeren Tagen bei höherer Temperatur. Notwendigerweise mußten deshalb die Stadien schon im allgemeinen enger zusammenrücken.

Zu diesen auffallenden Feststellungen kommen noch andere.

Während meiner Beobachtungen im August hatte ich frühmorgens niemals andere Stadien gesehen als Einer, Zweier, Vierer und Achter. Im Morgenplankton des 17. und 18. Sept. befand sich dagegen bis um etwa 9 Uhr noch eine ganze Reihe von Zweiunddreißigern und Vierundsechzigern, ungefähr ein Drittel der am vorhergehenden Abend festgestellten Menge. Es ist bei der geschilderten Komplikation der Faktoren durchaus erklärlich, daß der Prozentsatz der über Nacht ausschwärmenden Zellen starken Schwankungen unterworfen ist. Je nach den äußeren Bedingungen wird man viel, wenig oder keine Schwärmer im Morgenplankton finden müssen. Überdies ist es gar nicht so unwahrscheinlich, daß die Zusammendrängung der Stadienintervalle, die mit der Abnahme der Tageslänge zusammenzuhängen scheint, im Grunde also die Verkürzung der Reifezeit, bei bestimmten Schwärmern durch ein längeres Verweilen in den Sporangien ausgeglichen wird. Es dürfte von äußeren und inneren Bedingungen abhängen, ob ein Bruchteil der letzten Stadien in den Morgen hineingelangt.

Es ist in diesem Zusammenhange bemerkenswert, daß die Intensität, mit der die aufeinanderfolgenden Stadien in Erscheinung treten, im Laufe der Entwicklung jeder Tagesgeneration von Sporen merklich gehemmt wird. Es folgt nicht eine Teilungswelle gleichförmig auf die andere, sondern der Rhythmus wird immer stockender. Während in den ersten Morgenstunden die Mutterzellen Einer, Zweier und Vierer fast nebeneinander gefunden werden, weil sie schnell nacheinander in Teilung treten, ist im Laufe des Tages

ein immer deutlicheres Nacheinander zu beobachten. Die Zeitabstände in der Bildung der späteren Stadien werden größer und größer. Auf ähnliche Erscheinungen hat man bei anderen Objekten schon früher geachtet. Vgl. Tischler, l.c.S. 242/50¹⁾.

Aus diesem Verhalten erklärt es sich, daß in allem später als ungefähr um 8 Uhr im August und ungefähr um 9 Uhr im September gefischten Material die Mitosen immer spärlicher werden. Nur wenn bei der Fixierung gerade die Zeit getroffen wird, in der die meisten Vierer, Achter, Sechzehner usw. sich teilen, kann man mit Erfolg rechnen. Es war offenbar der Fall in dem anfangs erwähnten Material G. Karstens, aber nicht in dem von K. Mothes gesammelten. Das läßt sich ja nicht berechnen. Scheint es doch an einem hellen Tage anders zu liegen als an einem trüben und im September anders als im August. Ich habe sogar beobachtet, daß die Zeiten an aufeinanderfolgenden Tagen verschieden liegen können. Neben äußeren Bedingungen, unter denen das Licht gar nicht die einzige Rolle spielen muß, werden innere maßgebend sein.

Meine ursprüngliche Absicht war, in diesem Zusammenhange noch eine Reihe von Eigentümlichkeiten mitzuteilen, die mir bei der Lebendbeobachtung aufgefallen sind. Ich habe sehr interessante Ergebnisse bezüglich des Verhaltens der Kerne und Zellen während der Teilung erzielt, ferner bezüglich der Schnelligkeit der Teilungen, bezüglich der Stützfigur, die ich bis dahin nur im fixierten Material gesehen hatte, bezüglich der Beweglichkeit der Sporen usw. Ich habe jedoch diesen Plan fallen lassen, weil ich zur Erläuterung unbedingt eine Reihe weiterer Tafeln hätte zur Verfügung haben müssen. Auch darüber werde ich an anderer Stelle berichten.

3. Die Teilungsfrequenz bei *Biddulphia sinensis* Greville.

Die Karyologie der zentrischen Diatomeen steckt, wie gesagt, noch in den Anfängen. Die Schwierigkeiten, mitosenreiches Material zu bekommen, sind offenbar sehr groß, und das Verhalten der Nukleolarsubstanz bewirkt, um mit Geitler zu reden, daß die „von Schmidt untersuchten Centrales zu den schwierigen zytologischen Objekten gehören, welche ein recht aberrantes Aussehen bieten“. Und selbst Geitler, der doch über eine „einigermaßen moderne und kritische Fragestellung“ zu verfügen glaubt, kam an seinem Objekt zu keiner Entscheidung (vgl. S. 235, Anm. 7).

1) G. Tischler, Allgemeine Pflanzenkaryologie. Aus Linsbauers Handb. d. Pflanzenanatomie, Allgem. Teil: Cytologie, Bd. 2, 1921ff.

Bei meinen Untersuchungen am lebenden Objekt fiel mir auf, daß während der Septembersporulation sowohl am frühesten Morgen wie am spätesten Nachmittag häufiger als zu den übrigen Tageszeiten Mitosen vorkamen. Um ein einigermaßen klares Bild von der Häufigkeit der Teilungen zu erhalten, entschloß ich mich zu einer Zählung der Morgenmitosen des 17. Sept. und der Abendmitosen des 18. Sept. Ich wählte zur Durchmusterung Material, das um 5 Uhr früh, als es noch völlig dunkel war, und um 19 Uhr, als es schon sehr stark dämmerte, fixiert wurde.

Auf je 25 Objektträger des Formates 26 mm × 76 mm wurde Material aus diesen beiden Fängen gebracht. Unter jedem Deckglas vom Format 24 mm × 32 mm lagen 2000—2500 mit der Nuklealreaktion behandelte Zellen. Es wurden nur solche Zellen mitgezählt, deren Kerne bei 250facher Vergrößerung deutliche Mitosenstrukturen erkennen ließen. Telophasen wurden nur dann berücksichtigt, wenn sie bei dieser Vergrößerung noch die aus der Kernstützfigur hervorgehenden Verbindungsstränge zeigten.

Von den 50000—62500 Zellen des Morgenfanges waren

1. in der	Prophase: 13	Zellen,	4	Einer, 4	Zweier,
2. „ „	Metaphase: 50	„	23	„	2 „
3. „ „	Anaphase: 20	„	2	„	1 „
4. „ „	Telophase: 71	„	22	„	3 „
im Übergang von 1 zu 2:	5	„	4	„	0 „
„ „ „ 2 zu 3:	0	„	0	„	0 „
„ „ „ 3 zu 4:	6	„	6	„	1 „

Sa: 165 Zellen, 61 Einer, 11 Zweier.

Von den 50000—62500 Zellen des Abendfanges waren

1. in der	Prophase: 10	Zellen,	} außerdem viele Sechzehner und Zwei- unddreißiger in 365 Spo- rangien.
2. „ „	Metaphase: 70	Zellen,	
3. „ „	Anaphase: 15	„	
4. „ „	Telophase: 50	„	
im Übergang von 1 zu 2:	10	„	}
„ „ „ 2 zu 3:	3	„	
„ „ „ 3 zu 4:	11	„	

Sa: 169 Zellen. 365 Sporangien.

Aus diesen Zählungen ergibt sich folgendes:

1. Die Metaphasen und Telophasen haben die Überhand; die Prophasen und Anaphasen sind also flüchtiger. Der Übergang von der Metaphase zur Anaphase erfolgt offenbar besonders schnell.

2. Am Morgen des 17. Sept. teilten sich fast genau so viel Zellen wie am Abend des 18. Sept. In die Morgen- und Abendstunden fallen augenscheinlich die Teilungsmaxima.

3. Sporangien gingen nur aus Morgenteilungen hervor. Es ist anzunehmen, daß ein großer Teil von den 165 in Teilung befindlichen

Zellen noch Sporangien lieferte; es ist jedoch nicht ohne weiteres zu sagen, wieviele.

4. Aus den Abendteilungen gingen keine Sporangien hervor, sondern in allen beobachteten Fällen nur Normalzellen.

5. Die Zahl der am Abend des 18. Sept. vorhandenen Sporangien (365) ist nur scheinbar höher als die Zahl, die man aus einer flüchtigen Betrachtung der Zählungen vom Morgen des 17. Sept. erschließt. Es ist zu berücksichtigen, daß im Morgenplankton des 17. Sept. nur die in Teilung befindlichen Sporangien gezählt wurden, nicht auch die bereits fertigen. Dazu treten dann die noch aus den Zellteilungen hervorgehenden. So kämen wir auch für den 17. Sept. auf mindestens 300 Sporangien unter 50000—62500 Zellen.

6. Will man das alles in Prozenten ausdrücken, so muß man sagen:

Es sporulierten an beiden Tagen 0,50%—0,73% der Normalzellen.

Am Morgen des 17. Sept. waren gegen 5 Uhr 0,275%—0,33% der Normalzellen in Teilung und am Abend des 18. Sept. gegen 19 Uhr 0,28%—0,34%.

In den Zellen, Einern und Zweiern vom Morgen des 17. Sept. wurden zusammen 0,395%—0,474% Mitosen gezählt.

Das sind verschwindende Prozentzahlen, wenn man bedenkt, daß es sich um optimale Zeiten handelt. Nur ein großes, zur richtigen Zeit fixiertes Material kann also karyologische Ergebnisse bringen.

4. Neue Ergebnisse zur Karyologie der *Biddulphia sinensis* Greville.

Der Mitteilung meiner neuen Untersuchungsergebnisse schicke ich einige orientierende allgemeine Bemerkungen voraus.

a) Allgemeine Richtigstellung der früheren Angaben.

In meinen früheren Arbeiten zur Karyologie der *Biddulphia sinensis* Greville habe ich folgende Ansicht vertreten:

Die Nukleolen seien in beträchtlichem Maße chromatinhaltig, da der größte Teil des Telophasenchromatins in sie übergehe und der Außenkern in der Ruhe wenig Chromatin erkennen lasse.

Es gäbe keine eigentlichen Chromosomen, sondern die Chromatinsubstanz werde bei der Auflösung des Nukleolus zunächst in feinsten Form über die Kernsphäre verteilt; dann sammle sie sich auf den 12 Meridianen der eigentümlichen Spindelfigur und gelange auf diesen Meridianen zu den Polen.

Wie in der Pro-, Meta- und Anaphase die Chromosomen, so fehle in der Prophase auch das Spirem. Erst in der Telophase sei wahrzunehmen, daß das Chromatin der 12 Meridiane sich zu einem Faden ordne und in mehrere Portionen zerfalle, die Telophasen-„Chromosomen“.

Die Zahl dieser Ersatzchromosomen sei in den Normalzellen 4 und in den Mikrosporen 2. So dokumentiere sich die beim Beginn der Mikrosporenbildung stattfindende Reduktion. Die Normalzellen seien also diploid.

Die eigentümliche lokomotorische Figur bestehe aus einem hexagonalen Zentralzylinder und 12, zu je 2 an den Polecken entspringenden Meridianen.

G. Karsten hat diese Auffassung anerkannt und schon in seiner Bacillariophyten-Monographie in der 2. Auflage von Englers und Prantls „Natürlichen Pflanzenfamilien“ skizziert (vgl. S. 236, Anm. 2, l. c., S. 157/159). Bei Geitler aber steht zu lesen, wie man eine solche rein sachliche Berücksichtigung der Ergebnisse eines anderen zu deuten vermag (vgl. S. 235, Anm. 7, l. c., S. 6).

Ich habe Bilder, wie sie jener Deutung zugrunde lagen, namentlich in der Telophase, auch diesmal gesehen, mußte mich jedoch davon überzeugen, daß mir früher sehr wichtige Stadien nie zu Gesicht gekommen sind und daß mir seinerzeit kein geeignetes Färbemittel zu Gebote stand. Auch daß ich nur mit einem Flemminggemisch fixiertes Material verarbeiten konnte, erklärt mir nachträglich vieles.

So kann ich meine frühere Darstellung nicht aufrecht halten. Die Sachlage ist vielmehr folgende:

Die Nukleolen spielen zwar, wie alle Autoren, auch Geitler, betont haben, bei den Centrales eine große Rolle, doch bei *Biddulphia sinensis* und dem von mir untersuchten *Coscinodiscus apiculatus* nicht die ihnen früher von mir zugeschriebene. Sie entlassen kein Chromatin, sondern maskieren es. Der Nukleolus löst sich innerhalb der eigentümlichen Spindelfigur und verdeckt bei ungeeigneter Färbung die Chromosomen der Metaphase. Diese und die vorhergehenden Stadien habe ich früher nicht gesehen, bzw. nicht erkannt. Erst die Nuklealreaktion nach Feulgen enthüllte am geeigneten Material die Tatsachen.

Chromosomen fehlen auch bei *Biddulphia sinensis* nicht; es gibt sogar durchaus normale fädige. Aber ihr Habitus ist nicht leicht zu erfassen, und ihre Zahl ist so groß, daß sie schwer auszuzählen sind.

Es gibt auch ein Prophasenspirem; dieses ist jedoch sehr flüchtig und verschwindet überdies leicht durch Überfärbung der Nu-

kleolarsubstanz. Eine solche ist bei gelungener Nuklealreaktion nicht möglich. Meine frühere Vorstellung von der Prophase und Metaphase beruhte auf Trugbildern, deren Opfer ich so gut geworden bin wie seinerzeit Peragallo. Auch die Telophasen-„Chromosomen“ waren solche Trugbilder. Was ich früher beschrieben habe, muß also anders gedeutet werden.

Die Zahl der Chromosomen ist sehr hoch: In den Normalzellen 32—36, in den Mikrosporen 16—18.

Eine Beziehung der Spindel zum Nukleolus erscheint mir sehr wahrscheinlich. Ich habe auch jetzt keine andere Entstehung der Zylinderfigur feststellen können als die von mir in meiner *Coscinodiscus*-Arbeit beschriebene (l. c., S. 85/86). Die Spindel ist wahrscheinlich nukleolenbürtig; der Nukleolus aber löst sich später in ihr und füllt dann ihren ganzen Raum. Bei Anwendung der gewöhnlichen Färbemethoden wird durch dieses Verhalten des Nukleolus, namentlich nach unrichtiger Differenzierung, die Maskierung der Chromosomen in den ersten Phasen hervorgerufen.

b) Allgemeine Bemerkungen über die Ergebnisse mit den benutzten Färbungen.

Von den Fixierungen war im 2. Teil die Rede. Gefärbt wurde diesmal in toto mit Delafields Hämatoxylin und Manns Methylblau-Eosin, sowie mit der Nuklealreaktion nach Feulgen. Die Technik wurde in meiner *Coscinodiscus*-Arbeit beschrieben (l. c. S. 71—77).

Von Delafields Färbung gilt auch hier das in der genannten Arbeit Gesagte (l. c. S. 78).

Mit der Originalmethode Manns erhielt ich nach der Fixierung mit Gilson-Petrunkewitsch ausgezeichnete Bilder, so daß ich die in meiner *Coscinodiscus*-Arbeit beschriebene abgeänderte Methode diesmal nicht anzuwenden brauchte.

Die beiden Farbstoffe Methylblau und Eosin wurden in allen Abstufungen differenziert: Die Chromatophoren rot, der scharf gegen das Zellplasma abgegrenzte Kernbezirk sehr zart blau, die Kernmembran deutlich blau; die äußere Spindel dunkler blau als die umgebende Karyolymphe, die Zentralspindel ganz dunkelblau, die Pole rötlich-violett bis rötlich-lila, die Chromosomen kräftig schwarzblau mit einem Schein ins Violette, der Nukleolus rötlich-lila bis rötlich-violett, niemals rein rot wie bei vielen anderen Objekten desselben Materials.

Die Nuklealreaktion ist in den entscheidenden Stadien ausgezeichnet gelungen. Auch bei dieser Methode erscheinen die Nukleolen

von *Biddulphia sinensis* von besonderer Art. Während bei anderen Objekten des gleichen nach derselben Methode behandelten Materials die Nukleolen durch die Hydrolyse gelöst wurden und an ihrer Stelle ein heller Fleck durch das Blauviolett der chromatischen Bestandteile hindurchscheint, blieben die *Biddulphia*-Nukleolen ganz deutlich als feste — natürlich ungefärbte — Körper zurück; sie machen den Eindruck einer öligen Substanz mit deutlicher Grenzschicht nach außen und sind auch während ihrer Lösung in der Spindel als dunklere — natürlich farblose — Masse mit undeutlichen Konturen zu sehen; erst in der späten Metaphase und in der Anaphase sind sie nicht mehr wahrzunehmen.

Die chromatischen Bestandteile sind zuerst mehr oder weniger feinkörnig, von der späten Metaphase ab homogen und in der Telophase wieder körnig. Durch die Verwendung von Diamantfuchsin bei der Bereitung der fuchsin-schweifigen Säure erscheinen die chromatischen Bestandteile im durchfallenden Tageslicht stets rein blauviolett, nur im Schein der elektrischen Glühlampe rötlich-violett.

c) Die typischen Phasen.

Da mir nur zwei Tafeln zur Verfügung stehen, muß ich davon absehen, Habitusbilder von Zellen und von Sporangien mit Kernphasen zu bringen, und mich auf die Darstellung von Phasenbildern allein beschränken. Die Beziehungen der Vorgänge in der Zelle zu denen im Kern können diesmal ja ohnehin unberücksichtigt bleiben, da früher das Wichtigste darüber bereits mitgeteilt wurde. Ebenfalls aus Platzmangel bin ich genötigt, viele Übergänge in den Prophasenstadien des Mutterzellkernes wegzulassen und von den Mikrosporenkern-Teilungen nur das Allerwichtigste zu zeigen. Endlich kann ich darauf verzichten, die früheren Irrtümer im einzelnen zu berichtigen, da eine allgemeine Richtigstellung vorausgeschickt wurde. So sollen uns nur die karyologischen Dinge beschäftigen.

In den prophasischen Kernen des Morgenfanges fallen zwei Chromosomentypen auf; sie erscheinen charakteristisch in Stadien wie Fig. 21—24 bei noch vorhandenem Nukleolus und in Fällen wie Fig. 4 bei wachsendem Zentralzylinder. Der letztgenannte Fall läßt sich aber bis zu dem Stadium der Fig. 2 zurückverfolgen. Es fragt sich, ob man beide Typen in einen genetischen Zusammenhang bringen darf.

Drei Möglichkeiten sind denkbar: Entweder die Chromosomen der Fig. 2 gehen denen der Fig. 21—24 voraus, oder umgekehrt, die Chromosomen der Fig. 21—24 sind die früheren, oder beide Typen haben nichts miteinander zu tun.

Man könnte erstens annehmen, die Chromosomen der Fig. 2 seien der Beginn einer in den Fig. 21—24 vorliegenden Paarung. Dann würde man sich freilich fragen müssen, was die Chromosomen der Fig. 4—8 bedeuten, die doch denen der Fig. 2 völlig gleichen; es kann in den Fig. 4—8 unmöglich die Wiedertrennung der eben gepaarten Chromosomen aus den Stadien der Fig. 21—24 vorliegen, so wenig wie etwa die in der Fig. 9 abgebildete Stufe noch als eine Paarung anzusprechen ist. Da z. B. auch Zweiersporen in ein und derselben Mutterzelle die Bilder der Fig. 8 und 9 klar nebeneinander zeigen, ist vielmehr sicher, daß es sich in der Fig. 9 um die in der Metaphase erfolgte völlige Durchtrennung der in den Fig. 2—8 gezeichneten Typen handelt. Die Annahme, das Stadium der Fig. 2 sei eine Vorstufe zu den Stadien der Fig. 21—24, erweist sich als im allerhöchsten Grade unwahrscheinlich.

Zweitens: Die Chromosomen der Fig. 21—24 könnten denen der Fig. 2 voraufgehen; sie könnten einfache typische Chromosomen sein, die sich aus dem Zerfall des Spirems in kürzere und dickere Glieder ergeben hätten und die dann bis auf ein kurzes den Zusammenhang vermittelndes Stück sich aufspalten und sich erneut strecken müßten, um endlich auf dem Höhepunkt der Metaphase unter abermaliger Verkürzung ganz auseinander zu weichen. Die Annahme, es folgten aufeinander Verkürzung und Zerfall des Spirems, Streckung der Chromosomen mit unvollkommener Spaltung und wieder Verkürzung mit vollständiger Durchtrennung ist an sich zwar nicht gerade undenkbar, aber unwahrscheinlich. Ja, diese Möglichkeit wird durch die Zahlenverhältnisse ausgeschlossen. In Fig. 12—14 sind nämlich an beiden Polen je 32—36 Chromosomen vorhanden, genau so viel wie in der Prophase und Metaphase überhaupt gezählt werden. Es sind also ganze Chromosomen halbiert worden. Die kürzeren, dickeren Chromosomen aber werden im weiteren Verlaufe wie in Fig. 25 verteilt. Es befinden sich hier zusammen 32—36 in der Zelle, so daß auf jeden Pol nur 16—18 kommen. Hier werden also ganze Chromosomen verteilt.

Diese Beobachtungen beweisen, daß nur ein Drittes in Betracht kommt: Die Fig. 2—14 stellen offensichtlich die vegetativen, typischen Phasen dar; die Fig. 21—25 aber sind heterotypische Phasenbilder. Darauf deuten außer den Zahlen: die Lage des Nukleolus und der Habitus des Spiremfadens, der Habitus der Chromosomen und die Tatsache, daß Stadien wie die in den Fig. 21—25 abgebildeten bisher nur in Morgenfängen gefunden wurden,

während die in den Fig. 2—14 abgebildeten sowohl in Morgen- wie in Abendfängen vorkommen. Die Fig. 21—24 stellen also Fälle der echten Synapsis dar, und die in den Stadien der Fig. 22—23 neben kurzen und dicken Fäden vorhandenen wenigen langen und dünnen deuten darauf, daß aus diesen (nach vorübergehender Paarung?) die kürzeren und dickeren Chromosomen entstehen, ohne daß diese nachher gespalten würden.

So ergibt sich mit allerhöchster Wahrscheinlichkeit folgende Vorstellung vom Verlauf der typischen Kernteilung:

Der äußere Ruhekern zeigt nach Fixierung mit Gilson-Petrunkewitsch und nach vorgenommener Nuklealreaktion ein zartes Maschenwerk mit zahlreichen eingelagerten, mehr oder weniger feinen Chromatinpartikelchen. In der Mitte befindet sich der Nukleolus (Fig. 1). Eine Reihe von Übergangsbildern zwischen den Stadien der Fig. 1 und 2 mußte weggelassen werden. Zunächst verschwinden einzelne Maschen; ihr Chromatin erscheint zu kleinen Perlschnürchen aufgereiht. Andere Maschen folgen; die Perlschnürchen werden zahlreicher und größer usw. Neben einfachen zeigen sich verzweigte Fädchen. Es ist auf diesem Stadium schwer, im einzelnen festzustellen, ob gerade gespaltene oder gepaarte Fädchen vorliegen. Ich vermochte bei der dichten Masse der schließlich vorhandenen Knäuelsubstanz bisher noch nicht zu entscheiden, ob ein wirklich zusammenhängender Spiremfaden zustande kommt oder ob von vornherein Einzelchromosomen gebildet werden. Trotz einer großen Reihe von Beobachtungen ist mir noch kein Fall zu Gesicht gekommen, in dem nicht bereits einige Einzelfäden der Art, wie sie in Fig. 2 abgebildet sind, zu sehen gewesen wären. Zuerst sind diese Doppelfäden allerdings viel kürzer, als sie am Ende der Prophase erscheinen.

Über viele (nicht abgebildete) Zwischenstufen entwickelt sich also der Ruhekern zu dem Prophasenkern, der in Fig. 2 dargestellt wurde. Die gespaltenen Fäden wandern, während die Spindel in Erscheinung tritt und der Nukleolus sich auflöst, auf die Mitte der Spindel zu, entweder in Gruppen gleichzeitig (Fig. 3) oder mehr einzeln und nacheinander (Fig. 4). Weniger klar ist der Bau dieser Doppelfäden zu erkennen, wenn sie die Mitte der Spindel erreicht haben, weil sie diese dann dichtgedrängt umgeben. Sie sitzen dem Zentralzylinder auf und bilden meist einen nicht vollständig geschlossenen Ring, wie aus den Fig. 6—8 und 13—14 ersichtlich ist. Was für eine beträchtliche Länge diese Spaltfäden im Vergleich zu dem ihnen zur Verfügung stehenden Raum erlangen können, ist in den Fig. 6—8 zu sehen. Am

Rande des Kernes, der auf diesem Stadium seine Membran noch einigermaßen bewahrt hat, werden die Fadenenden zur Aufwicklung gezwungen (Fig. 6c). Erst allmählich tritt eine Verkürzung und Verdickung ein (vgl. den Fortschritt von Fig. 6 über 7 zu 8!). Jetzt endlich wird allmählich die Kernmembran unsichtbar.

Auf der Höhe der Metaphase bietet sich dann das Bild der Fig. 9. Die langen, zuletzt immer kürzer gewordenen, Spaltchromosomen der Fig. 2—8 sind endgültig durchgeteilt worden. Es konnten in Fig. 9 freilich längst nicht alle Hälften eingezeichnet werden, da viele von ihnen tief unter oder über die optische Ebene reichen. Bilder, wie Fig. 11, sind nur verständlich, wenn man das Objektiv scharf auf den Ansatz der Fäden an der Spindel einstellt (Fig. 10). Man erkennt dann, daß hier die Anaphase begonnen hat.

Aus dem Metaphasenring der Fig. 9 werden die Fäden zu je 32—36 herausgezogen. Ihr Habitus erscheint dabei noch lange so wie in Fig. 9; der vorher auf den Zylinder zugewendete Teil eilt voran, und der Faden bleibt fast solange gestreckt, bis er den Pol erreicht hat, dessen äußerste Lage offenbar durch die Dehnbarkeit der Spindel bestimmt wird. Erst gegen Ende der Anaphase pflegen die Anfangsteile umgebogen zu werden. Seltener erscheint die voraneilende Strecke schon früher biegsam. Fadenformen wie die in Fig. 12 mögen sich daraus erklären, daß die Enden verklebt waren und nur allmählich voneinander gelöst werden konnten. Die Fig. 10—14 veranschaulichen alle Übergänge von der Metaphase bis zur letzten Anaphase. An den Polen angelangt, schmelzen die vorausseilenden Teile der Chromosomen zu einem Ring zusammen, von dem aus die freien Enden noch einige Zeit in den umgebenden Raum hineinragen. Die Telophase hat begonnen (Fig. 15).

Allmählich werden alle Chromosomen in die Mitte des sich bildenden Tochterkernes hineingezogen. Die neue Kernmembran hat sich nebenher gebildet. Fig. 16 zeigt an einem jungen Zellkern und Fig. 17 an einem jungen Einkerne, wie sich die Chromosomentrümmern mit der neugebildeten Nukleolarsubstanz im Zentrum des Tochterkernes vereinigen. Schon sind manche chromatischen Bestandteile in den äußeren Kern übergetreten, bis schließlich alle Nukleolartartikel, zu einem großen Nukleolus vereinigt, in der Mitte liegen und alle chromatischen Bestandteile in der von Fig. 1 her bekannten Weise über den Außenkern verstreut sind. Das sind ganz ähnliche Bilder, wie ich sie von *Coscinodiscus apiculatus* beschrieb (l. c., Taf. III, Fig. 53 bis 54). In Fig. 18 sehen wir ein über den Stand der Fig. 16 und 17

hinausgeschrittenes Stadium und in der Fig. 19—20 noch einmal jene oben erwähnten Trugbilder in den Tochterkernen einer Zelle und einer Sechzehner-Spore. Es ist jetzt klar, daß es sich hier um Übergangserscheinungen gehandelt hat, die nur wegen der längeren Dauer der Endphase so häufig gefunden wurden.

In den Fig. 2—14 wurden Beispiele gegeben, die die Diploidie der Zelle zeigen. Die meisten Bilder stammen aus Feulgenpräparaten, nur die Fig. 16, 17, 19 und 20 aus Mannpräparaten.

Zu den typischen Phasen gehören von den Zweiersporen ab alle Mikrosporenkernphasen. Mit der Verkleinerung der Kerne ergeben sich bemerkenswerte Verschiedenheiten im Aussehen der Mitosen. Die Spindeln nehmen an Größe ab, die Äquatorialringe ebenfalls; die Chromosomen werden gedrungener, wie die Figuren 42—43 zeigen. Von diesen Dingen soll ausführlicher an einer anderen Stelle gesprochen werden. Im Zusammenhang sind wichtiger:

d) Die allotypischen Phasen.

Trotz der ungeheuren Zahl der durchmusterten Zellen — es mögen ihrer drei- bis viermal soviel gewesen sein, wie die zur Zählung der Mitosen benutzten! — gelang es, wie schon erwähnt, noch nicht, den Werdegang der beiderlei Prophasenfäden bis in die allerletzten Feinheiten aufzuhellen. Die Paarung der Chromosomen konnte daher aus gewissen wie Aufwicklung aussehenden Stadien nur vermutet werden, ist jedoch durch die Art, wie die Verteilung der ganzen Chromosomen erfolgt, und aus Bildern wie Fig. 27 sicher.

Die Prophase der heterotypischen Teilung tut sich, wie bereits gesagt, durch das völlig andere Aussehen der Kerne kund. In Fig. 21 ist ein Kern in der Transapikallage der Zelle abgebildet. Aus dem Vergleich dieses Bildes mit den die Apikalseite darstellenden Fig. 24 und 31 ergibt sich, daß der Kern in diesem Stadium nicht rund, sondern \pm oval ist (vgl. dagegen die Fig. 22 und 23). Sein Inhalt ist meist nur in der Apikallage klar zu übersehen. Die Fig. 22 bis 24 zeigen fortschreitend den Zerfall des Synapsisfadens in 32—36 Chromosomen, die Fig. 22—23 dabei auch einige anscheinend vorher gepaarte lange und dünne Fäden neben schon vorhandenen kürzeren und dickeren Chromosomen. In Fig. 25 wurde die Verteilung der 32 bis 36 Chromosomen dargestellt. Der Vergleich dieser Figur mit den Fig. 10—14 beweist die Verschiedenheit sowohl der Phasentypen wie auch der Zahlenverhältnisse, ebenso ein Vergleich der Fig. 26 und 14. Bemerkenswert ist das Aussehen des Nukleolus in Fig. 23, einem

Mann-Bild. Zwei helle Flecke, deren größerer mehrere Strahlen ausschickt, mögen auf das Vorhandensein von Zentrosphären deuten, wie ich es bei *Coscinodiscus apiculatus* nach Heidenhain-Färbung erschließen mußte (l. c. Taf. I, Fig. 16).

Beobachtungen, die die Verhältnisse ungeheuer komplizieren, werden nun aber in den Fig. 27—33 veranschaulicht. Wir haben in der Fig. 27 einen Einerkern vor uns, der ebenfalls die Erscheinungen der Reduktion zeigt, sogar noch offensichtlicher als die abgebildeten Zellkerne 21—24: Paarweise verbundene, beträchtlich kontrahierte, verschieden große, zumeist ganz offensichtlich aufgespaltene, charakteristisch geformte Chromosomen sind zu 32—36 über den Kernraum verteilt. Ein Nukleolus oder irgendwelche Anzeichen der lokomotorischen Figur sind nicht zu bemerken. Andere Einerkerne, wie die in den Fig. 28—29 abgebildeten, dürften die direkte Fortsetzung dieses Stadiums darstellen; es handelt sich offenbar um Diakinesebilder. Fig. 31 dürfte die zugehörige Metaphase, Fig. 32 die Anaphase in Seiten- und Fig. 33 die Anaphase in Polansicht sein. Wohin die Fig. 30 zu stellen sein wird, will ich nachher erörtern.

Nun ist mir sowohl bei der Lebendbeobachtung wie im fixierten Material aufgefallen, daß ein Teil der Einer auf den Sporangienkappen Stacheln trägt und daß manche solcher Sporangien wie in dem Bestreben, sich dem Habitus der Zellen anzugleichen, die mannigfaltigsten und monströsesten Formen annehmen. Ich habe zwar bisher nicht feststellen können, ob gerade diese Einer diploid sind und ob sie weiterhin diploid bleiben, glaube jedoch, daß dieses durchaus möglich ist. Verschiedene Befunde an anderen Einern und Zweiern, die die diploide Chromosomenzahl aufzuweisen scheinen, vermöchten diesen Gedanken zu stützen. Und auch die unten herangezogenen Ergebnisse Hofkers, um deretwillen ich die Angelegenheit gerade erörtere, könnten in diese Richtung weisen.

So bleibt vorderhand die Möglichkeit offen, daß die Reduktion unter bestimmten Bedingungen aus der Zelle hinausgeschoben wird, ja daß sie auch in manchen Einern ausbleibt, und wir stünden vor der vorläufig freilich unbegreiflichen Tatsache, daß es

1. reduzierte Zellen,
2. reduzierte Einer und
3. vielleicht sogar diploide Einer usw. gibt.

Wo die Reduktion in den Zellen stattfindet, müßte der nächste Teilungsschritt die Angleichung an die typischen Phasen bringen. Das könnte der Fall sein, wenn eine Einermetaphase das Aussehen der

Fig. 30 hat. Man vergleiche damit die Fig. 9 und 13! Dort müßten dann 32—36 Chromosomenhälften vorliegen, während hier doppelt soviel vorhanden sind. In diesen Zusammenhang dürften auch die Fig. 34 und 39 gehören, ein halber Äquatorialring mit 16—18 und eine seitliche Anaphase mit 2mal 16—18 Chromosomen. Bilder wie Fig. 39 sind übrigens durch die Umbiegung der vorderen Fadenteile etwas schwerer zu übersehen.

Wo die Reduktion in den Einern stattfindet, würde der entsprechende homöotypische Teilungsschritt erst in den Zweiern zu beobachten sein. Auch dafür habe ich Anzeichen gefunden, obwohl ich über einen einwandfreien Beweis noch nicht verfüge. Die Fig. 35 und 40 stellen einen Äquatorialring und eine Anaphase in einem Zweier dar. In beiden Fällen sind 16—18 Chromosomen zu zählen. Beide Figuren sind natürlich schon typische Mitosen, falls die Reduktion bereits in der Mutterzelle stattgefunden hätte.

Ob die Reduktion überhaupt ausfallen kann, müssen weitere Beobachtungen lehren. Die Anzeichen, die ich in einigen wenigen Einern und Zweiern fand, sind noch nicht beweisend. Jedenfalls ist Hofkers merkwürdige Mitteilung beachtenswert, daß bei *Coscinodiscus biconicus* v. Breemen die Reduktion erst in den letzten Mikrosporenstadien, von den Zweiunddreißigern ab, stattfindet. Das war mir lange Zeit nicht glaubhaft und bedarf sicherlich weiterer Untersuchungen, würde aber doch etwas den vorgetragenen Beobachtungen Ähnliches sein. Ich habe im übrigen unter zahlreichen Zweiunddreißiger- und Vierundsechziger-Teilungen bisher keinen einzigen Fall von Diploidie feststellen können, obwohl ich mit der Möglichkeit stets rechnete.

Die übrigen Figuren sind aus der beigegebenen Erklärung verständlich, so daß sich eine Besprechung erübrigt.

Schlußwort.

Das Mikrosporenproblem ist seit nunmehr 35 Jahren immer wieder in Angriff genommen, aber noch nicht gelöst worden. Es wurde zu dem biologischen Planktonproblem. Auch diese Arbeit ist nur ein tastender Versuch vorwärts. Wer hätte mehr erwarten dürfen! Man muß zufrieden sein, daß karyologisch unhaltbare Anschauungen bis zu einem gewissen Grade geklärt worden sind. Es wird erneuter Bemühungen bedürfen, um der Lösung ein weiteres Stück näher zu kommen.

Erklärung von Tafel VI und VII.

Tafel VI: Die typischen Kernteilungen.

- Figur 1. Ruhekern.
 Figur 2. Prophase.
 Figur 3–4. Übergänge zur Metaphase.
 Figur 5–9. Metaphase. Die sehr langen und dünnen, gespaltenen, Chromosomen (32–36) verkürzen sich mehr und mehr. Fig. 6a–c Chromosomentypen aus Fig. 6. Auf dem Höhepunkt der Metaphase in Figur 9 dickere (verkürzte) Chromosomenhälften (längst nicht alle im optischen Bilde).
 Figur 10–11. Anaphasenbeginn.
 Figur 12–13. Anaphase.
 Figur 14. Letzte Anaphase. Übergang zur Telophase (32–36 Chromosomen).
 Figur 15–20. Telophase. Das Chromatin der Fäden kontrahiert sich in der Mitte der Tochterkerne, liegt hier einige Zeit mit Nukleolarpartikeln zusammen und tritt nebenher in den Außenkern über. Die Nukleolarpartikel verschmelzen zum Nukleolus. Ergebnis vgl. Fig. 1.

Tafel VII. Die allotypischen Kernteilungen. Mikrosporenkerne.

- Figur 21–26. Phasen aus Zellkernen. Figur 21 transapikal, Figur 22–24 apikal. Figur 23 im Nukleolus wahrscheinlich Zentrosphären. Figur 24 ganze Chromosomen (32–36), Figur 25 diese verteilt. Figur 26 haploide Telophase (16 bis 18 Chromosomen).
 Figur 27–33. Phasen aus Einern. Figur 27 gepaarte Chromosomen mit Spalten. Figur 28–29 Diakinese, 31 heterotypischer Äquatorialring von oben und seitlich, 30 vielleicht homöotypischer Äquatorialring von oben, 32 und 33 Anaphasen seitlich und von oben.
 Figur 34–37. Äquatorialringe von Einern, Zweiern, Vierern und Sechzernern.
 Figur 38. Polring eines Zweiunddreißigers, die Größenabnahme zeigend.
 Figur 39–41. Endanaphasen von Einern, Zweiern, Vierern seitlich, die Größenabnahme illustrierend.
 Figur 42–43. Metaphase und Anaphase in Zweiunddreißigern.
 Figur 44. Metaphase in einem Sechzehner.
 Figur 45–46. Sechzehner-Anaphasen. Vgl. dazu die Zellanaphasen in Fig. 11–13.
 Figur 47. Viererspore in Teilung, Lebendbeobachtung, die Kernstützfigur zeigend, Vergrößerung ca. 155 mal.
 Fixierung Gilson-Petrunkewitsch. Färbung außer Figuren 16, 17, 19, 20, 23, 42 und 43 (Mann) mit der Nuklealreaktion nach Feulgen. Vergrößerung (außer Fig. 47) 1400 mal.

Untersuchungen über die Öffnungsbewegung der Stomata in verschiedenen Spektralbezirken.

Von **H. Sierp** (Köln).

Mit 9 Abbildungen im Text.

Abschnitt I.

Einleitung in das Problem.

Die Einwirkung einfarbigen Lichtes auf die Öffnungsweite der Spalten ist des öfteren untersucht worden. Die Angaben sind aber sehr widersprechend. Auf die Wiedergabe der Literatur kann hier verzichtet werden, weil diese in der 1930 erschienenen Arbeit von Paetz eingehend dargestellt und gewürdigt worden ist. In der Arbeit werden auch die einzelnen bisher erschienenen Untersuchungen einer eingehenden Kritik unterzogen und aus ihr ergibt sich deutlich, daß eine erneute Untersuchung der Frage unbedingt notwendig war. Man muß von allen Untersuchungen, die die Reaktionsgrößen der Spaltöffnungen in einfarbigem Licht feststellen wollen, verlangen, daß einmal die zur Anwendung kommende Methode, mit der man die Öffnungsweite der Spalten messen will, einwandfrei ist; und vor allem muß auch das Licht nach Qualität und Intensität eindeutig erfaßt werden können. Auf die Vernachlässigung oder ungenaue Bestimmung der Lichtenergie sind wohl die meisten widersprechenden Angaben in der Literatur zurückzuführen.

In seiner Untersuchung über die Zusammenhänge zwischen stomatärer Öffnungsweite und bekannten Intensitäten bestimmter Spektralbezirke hat Paetz (1930) versucht, die Lücke auszufüllen. Als Pflanzen benutzte er Vertreter einiger Loftfeldscher Typen. Seine Untersuchungsmethode war die Porometermethode und die Methode der direkten Bestimmung der Öffnungsweite der Spalten mit Hilfe des Opakilluminators von Leitz. Als Lichtquellen benutzte Paetz stets Osram-Nitralampen. Zwischen diesen und den Versuchsobjekten wurden zur Herstellung von monochromatischem Licht Farbfilter, deren Verwendung für physiologische Versuche Bachmann (1929) eingehend dargelegt hat, eingeschaltet. Die auf die Blätter auffallende Energie wurde nach den Angaben von Bachmann berechnet. Ob eine solche

Berechnung von Werten auf Grund von Durchlässigkeitswerten überhaupt möglich ist, darüber kann man verschiedener Auffassung sein. Wir sind hier auf einem sehr schwierigen Gebiet und die Möglichkeit, daß bei aller Sorgfalt der Versuche sich Fehler einschleichen können, ist zu groß. Alle, die sich mit den Fragen eingehend beschäftigt haben, warnen vor solchen Berechnungen und halten die direkte Bestimmung der Lichtenergie für weit sicherer. Es ist deshalb nicht angebracht, dort Rechnungen anzustellen, wo direkte Messungen möglich sind. Wie in dieser Arbeit verfahren wurde, wird in dem Abschnitt über die Versuchstechnik gesagt werden.

Besonders wichtig ist auch die Frage, ob die Apparatur, die zur Messung der Öffnungsweite der Spalten benutzt wird, brauchbar ist. Ferner muß der Gang der Versuche so gewählt werden, daß man aus den erhaltenen Resultaten eindeutige Schlüsse ziehen kann. Paetz hat sich hauptsächlich der Porometermethode bedient und die mit dieser erhaltenen Ergebnisse durch direkte Beobachtung mit dem Opakilluminator zu bestätigen versucht. An der Porometermethode ist von Nius (1931) eingehend Kritik geübt worden, die zur Vorsicht mahnen kann. Bei den vorliegenden Untersuchungen wurde die Methode der direkten Beobachtung benutzt. Es zeigte sich, daß das Auflichtmikroskop von Zeiss mit Epikondensor W bei einem geeigneten Versuchsobjekt alle gestellten Anforderungen zu erfüllen vermag.

Als Versuchsobjekt wurde nach einigem Suchen *Helianthus annuus* gewählt, das die Zentralspalte genau zu messen erlaubt. Das mikroskopische Bild wird hier nicht durch die sogenannten Hörnchen ge-



Fig. 1. Querschnitt der Spaltöffnung von *Helianthus*.

stört (s. Fig. 1). Die Spalten von *Vicia Faba*, die von Stälfelt bei seinen Untersuchungen im durchfallenden Licht so bevorzugt wurden, sind bei der Illuminatorbeleuchtung weniger scharf zu sehen.

Was den Gang der Versuche anlangt, so wurde die sonst übliche Art, den Mittelwert aus der Öffnungsweite von zehn Spalten anzugeben, wie es Stälfelt tut, von vornherein abgelehnt. Dieses Verfahren war deshalb völlig ausgeschlossen, weil sich sehr bald zeigte, daß bei der angewandten Lichtenergie die Spalten ein und desselben Blattes sich

verschieden schnell und verschieden weit öffneten. Der Unterschied war so groß, daß man während eines Versuches alle möglichen Spaltenweiten fand. Neben vollständig geschlossenen lagen nach einer gewissen Zeit weit geöffnete und zwischen diesen sah man alle denkbaren Übergänge. Mittelwerte aus derart extremen Werten zu bilden, dürfte wohl unzulässig sein, wenn man eindeutige Resultate erzielen will. Ferner wurde es abgelehnt, vergleichende Untersuchungen an mehreren Blättern zu machen, da zwei Blätter niemals vollständig gleich sind.

Aus dieser Grundeinstellung heraus ergab sich zwangsläufig folgender befriedigender Versuchsgang, der sich in der Folge als außerordentlich fruchtbar herausstellte.

Es wurde stets eine einzige Spaltöffnung ins Auge gefaßt, die 3 Tage lang hintereinander in verschiedenen Spektralbezirken untersucht wurde. Die auf das Blatt auffallende Lichtenergie war in allen Fällen gleich und wurde mit der Mollschen Mikrothermosäule¹⁾ gemessen. Es wurde eine Spaltöffnung der Blattunterseite ausgesucht, am 1. und 3. Tage in einem bestimmten Spektralbezirk und am 2. Tage in einem anderen Spektralbezirk untersucht. Dadurch, daß am 1. und 3. Tage im gleichen Spektralbezirk beobachtet wurde, war die Möglichkeit gegeben, etwaige Verschiebungen in der Reaktionsweise der Spalten zu erkennen. Es stellte sich heraus, daß in den allermeisten Fällen die betreffende Spalte an allen 3 Tagen bei ein und demselben Lichtfilter und derselben auffallenden Lichtenergie sich gleich schnell und in derselben Zeit immer gleich weit öffnete. Es liegt also für jede Spaltöffnung eine ganz spezifische Reaktion vor, deren Grund zu einem Teil in der physikalisch-chemischen Struktur und zum anderen in ihrer Lage im Gewebeverband des Blattes zu suchen ist. Wenn Verschiebungen vorkamen, so waren sie nur unbedeutend. Dieses Verhalten ermöglichte es, die Wirkung verschiedener Spektralbezirke auf eine Spaltöffnung anzugeben.

Abschnitt II.

Versuchstechnik.

Die Versuche wurden in einem Keller des Botanischen Institutes ausgeführt. Die Außenbedingungen konnten hier am ehesten konstant gehalten werden. Die Luftfeuchtigkeit war genügend hoch, sie betrug 70—80%. Auch die Temperatur schwankte nur wenig, sie lag zwischen 18° und 19° C.

1) Herr Dr. Seybold hatte die Liebenswürdigkeit, bei diesen Messungen behilflich zu sein, wofür ihm hier gedankt sei.

Alle Einzelheiten der Apparatur, die zur Belichtung der Blätter nötig waren, sowie das Mikroskop wurden auf einer Optischen Bank befestigt. Am einen Ende der Optischen Bank war die Lampe (Kino-box 500 Watt, 110 Volt) aufgestellt worden, die bis auf eine kreisförmige Öffnung ringsherum abgeschirmt wurde. Über der Lampe war ein Luftschacht, der die erwärmte Luft absaugte. In die kreisförmige Öffnung des Schirmes wurde ein Kondensor gesteckt, der das Lichtbündel auf eine Küvette warf, die mit 6%iger Kupfersulfatlösung in 1 cm dicker Schicht gefüllt war, um die Wärmestrahlen zu absorbieren. Dahinter, dem Blatt zugekehrt, stand ein Schirm mit einem rechteckigen Ausschnitt, in den man Schottische Farbfilter einsetzen konnte. Die Farbfilter dienten dazu, bestimmte Spektralbezirke auszuschneiden. Dann folgte ein Rahmen, in den man photographische Platten, die nach der von Kommerell (1928) angegebenen Weise hergestellt worden waren, zur Variation der Lichtenergie einsetzen konnte. Die Farbfilter waren nämlich verschieden durchlässig. Um die gleiche Energie auf das Blatt auffallen zu lassen, mußten alle Farbfilter durch Einschalten solcher photographischer Platten auf die Energie des Filters abgestuft werden, das am wenigsten durchließ. Das Lichtbündel traf dann auf eine Linse, die die Kondensoröffnung des Lampenschirms auf das Blatt abbilden ließ. Dadurch wurde das belichtete Feld auf dem Blatt homogen ausgeleuchtet. Das Blatt wurde auf dem senkrecht, unter einem Winkel von 45° zur Optischen Bank stehenden Objektisch des Mikroskops befestigt und blieb dabei an der bewurzelten Pflanze, die, um das Blatt leichter in seine Lage bringen zu können, schräg gestellt wurde. Das Mikroskop war auf einer Messingplatte mit Zapfen festgeschraubt worden und der Zapfen steckte in einem Stativreiter. Im ganzen war also die für optische Untersuchungen erforderliche, unverrückbare Aufstellung aller Einzelteile gewährleistet.

Wie die Versuche prinzipiell durchgeführt wurden, ist schon gesagt worden. Im einzelnen wurden diese in der folgenden Weise gemacht: Mittags wurde eine eingetopfte Pflanze aus dem Gewächshaus geholt und ein Blatt, mit der Oberseite dem Objektisch zugekehrt, mit Klammern daran befestigt. Die auf der Unterseite liegenden Spaltöffnungen wurden also mit dem einfallenden Licht direkt bestrahlt. Dann merkte man sich die im Gesichtsfeld liegenden weit geöffneten Spalten und verdunkelte den Experimentierraum. Die Spaltöffnung, die sich am schnellsten schloß, wurde für den Versuch in Aussicht genommen. Die Pflanzen waren vorher im Gewächshaus gut begossen worden. Die Töpfe wurden im Keller mit einem Lappen umhüllt, der

Wasser nachsaugen konnte, so daß eine Veränderung der Wasserversorgung der Wurzeln infolge von Verdunsten des Bodenwassers möglichst ausgeschaltet war.

Der Versuch begann am folgenden Tage. Alle Daten wurden vormittags gewonnen. Das Blatt wurde mit dem Licht eines Filters beleuchtet und alle 10 Minuten die Öffnungsweite der eingestellten Spalt-

öffnung mit Hilfe eines Okularmikrometers gemessen. Die Spaltweite ist in den Kurven als Funktion der Zeit eingetragen worden. Am zweiten Tage wurde dann die Spaltenweite als Funktion der Zeit bei dem Licht eines anderen Lichtfilters untersucht und am dritten Versuchstage wieder das Filter des ersten Tages genommen. Einige ergänzende Versuche sind modifiziert worden, worauf bei der Besprechung der Einzelprotokolle einzugehen sein wird.

Um ein Bild von der angewandten Energie und den ausgeschnittenen Spektralbezirken geben zu können, sollen die technischen Daten vorausgestellt werden.

In den Abbildungen 2, a—e, sind die von Kupfersulfat und den betreffenden Farbfiltern ausgeschnittenen Spektralbezirke in der üblichen Weise dargestellt worden. Die Durchlässigkeitskurven wurden einerseits aus den Daten von Nuernbergk und De Buy (1930) gewonnen, die die Durchlässigkeit einer 6%igen Kupfersulfatlösung in 1 cm dicker Schicht angaben und anderseits den Angaben von Schott & Gen. entnommen, die die Durchlässigkeit ihrer Farbfilter an-

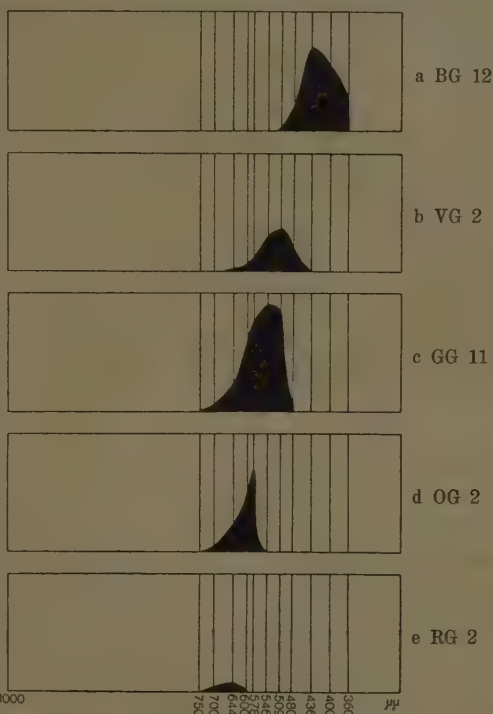


Fig. 2 a—e. Durchlässigkeit der Farbfilter in v. H. der auffallenden Energie.

gaben. In der Fig. 2 ist eine geringe Durchlässigkeit im Infrarot, die nach empirischen Messungen maximal 7% betrug, zwischen den Lichtwellenlängen von 1000—1450 μ unberücksichtigt geblieben, weil der Betrag innerhalb der Fehlergrenze lag.

Die auf das Blatt auffallende Lichtenergie wurde an der Stelle gemessen, an der das Blatt untersucht wurde, und zwar mit einer Mollschen Mikrothermosäule. Zunächst wurde die Energie im blauen Licht ohne Vorsatz der nach obigen Angaben vorbereiteten photographischen Platten bestimmt. Sie betrug 0,095 cal/qcm.min., also etwas weniger als $\frac{1}{10}$ der Sonnenenergie an einem klaren Tage. Diese Energie könnte auf den ersten Blick sehr gering erscheinen; sie ist es aber nicht, wenn man bedenkt, daß häufig die spaltöffnungs-führenden Blattunterseiten bei voller Sonnenstrahlung in der Natur kaum mehr Energie bekommen, da der Lichtabfall durch das Blatt hindurch nach den Angaben von Seybold (1932, 1933) ungefähr so ist, daß die Unterseite 10% der auffallenden Strahlung erhält.

Gegen Blau wurde das Grünfilter VG 2, das Gelbfilter GG 11 und das Orangeelbfilter OG 2 durch Vorsetzen photographischer Platten abgestuft, so daß bei diesen Filtern auch die Lichtenergie von 0,095 cal/qcm.min. auf das Blatt auffiel. Alle Versuche wurden also auf Blau bezogen. Etwaige Verschiedenheiten in der Öffnungsreaktion oder in der Öffnungsweite der Spalten sind also stets in bezug auf die Wirkung von blauem Licht ausgewertet worden. Da die Lichtenergie im Rot, bedingt durch die starke Absorption des Kupfersulfats im roten Teil des Spektrums, sehr gering war, konnte rotes Licht nicht in diese Serie aufgenommen werden. Um aber nicht auf die Untersuchung im sichtbaren Rot zu verzichten, stuften wir die durch das Blaufilter auf das Blatt auffallende Lichtenergie ab, und zwar so weit, bis die Energie im Rot und Blau gleich war; so daß wir dann auch die Wirkung des roten Lichtes relativ zum blauen angeben können. Die Lichtenergie betrug in diesem Fall allerdings nur 0,056 cal/qcm.min., d. i. aber nur die Hälfte der an einem klaren Tage in die Blattunterseite einstrahlenden Lichtenergie. Schließlich wurde noch ein Infrarotfilter benutzt, und zwar das Schottsche Filter Rg 7. Die durch dieses Filter durchgelassene Energie wurde auf die Energie im Blau abgestimmt und betrug also wieder 0,095 cal/qcm.min.

Konnten wir so die Wirkung verschiedener Spektralbezirke auf die Öffnungsreaktion der Stomata von Blau bis Infrarot verfolgen, so war bis jetzt eine Untersuchung im Violett nicht möglich, weil die durch das Violettfilter durchgelassene Energie zu gering war.

Abschnitt III.

Die Versuche.

Der Kürze halber sind die Einzelprotokolle nicht veröffentlicht worden, sondern nur die aus diesen Daten gewonnenen graphischen Darstellungen der Fig. 3—9, die alles sagen.

In der Fig. 3 ist ein Versuch dargestellt, der die Wirkung von blauem und grünem Licht zeigt. Am 1. Tage experimentierten wir im grünen Licht. Die Ergebnisse im grünen Licht sind durch die ausgezogene Linie, die im blauen durch die gestrichelte Linie dargestellt worden. An allen 3 Tagen war die zu untersuchende Spaltöffnung am Morgen des Versuchstages etwas geöffnet. Sie öffnete sich im Verlauf des Versuches am 1. Tage bis 5 μ . Aus den Kurven geht eindeutig hervor, daß am 2. Tage die Öffnungsgeschwindigkeit und Öffnungsweite nur unwesentlich verschieden von der am 1. Tage war. Die geringe Abweichung liegt

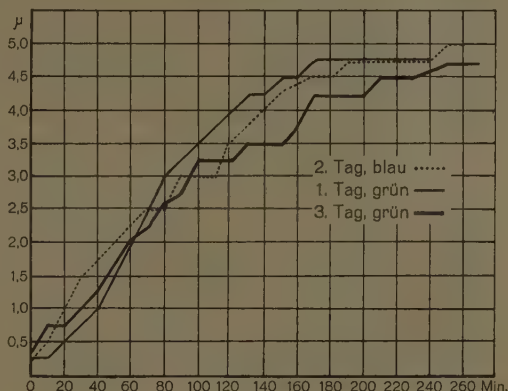


Fig. 3.

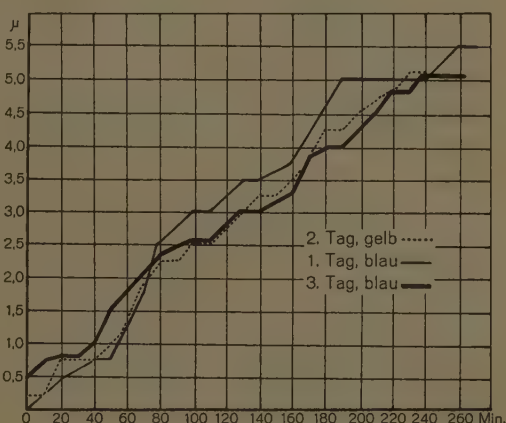


Fig. 4.

in der Richtung, die am 3. Tage auch die Reaktion im Grün zeigt. Die Spektralbezirke des grünen und blauen Lichtes sind also auf die Stomata von *Helianthus annuus* gleich wirk-

sam, vorausgesetzt ist natürlich gleiche auffallende Lichtenergie. Die die Filter passierenden Lichtwellenlängen sind aus den Fig. 2a und b zu ersehen. Die Fig. 4 zeigt die Wirkung von Blau gegenüber von Gelb. Die Ergebnisse im gelben Licht sind durch die gestrichelte, die im blauen durch die ausgezogene Linie dargestellt worden. Auch hier finden wir keinen Unterschied zwischen den beiden Spektralbezirken. Die Kurven zeigen in großer Klarheit den Sachverhalt.

Die Fig. 5 zeigt das Verhalten der Spalten im blauen (gestrichelte Linie) und orangegelben Licht (ausgezogene Linie). Wir sehen eine Verschiedenheit der Kurven vom 1. und 3. Versuchstage

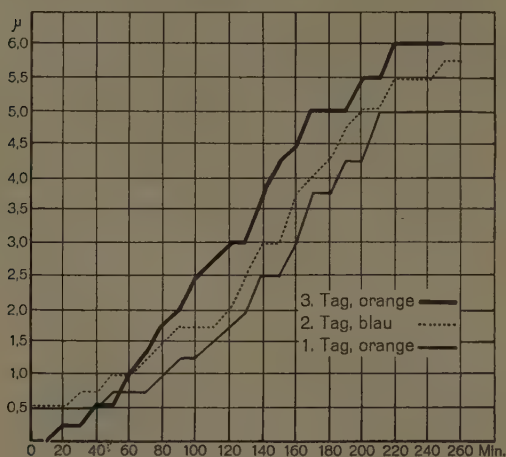


Fig. 5.

im gleichen Spektralbezirk. Die Reaktionsweise der Spalten hat sich also geändert. Da aber die Öffnungsbewegung im Blau genau die Mittellage zwischen diesen Kurven einnimmt, können wir schließen, daß eine größere Wirksamkeit von Blau gegenüber Orangegelb oder umgekehrt nicht vorliegt. Um aber darüber endgültig zu entscheiden, wurde

der folgende Versuch angestellt: Es wurde die Öffnungsreaktion im orangegelben Licht (ausgezogener Teil der Kurve in Fig. 6) verfolgt und nach einer gewissen Zeit (in der Fig. 6 durch Pfeile angegeben) ließen wir blaues Licht (gestrichelter Teil der Kurve) einwirken. Am folgenden Tage wurde an derselben Spalte der Versuch umgekehrt gemacht, es wurde also zuerst im blauen und dann im orangegelben Licht beobachtet. Beide Kurven zeigen sehr gute Übereinstimmung miteinander und das blaue, ebenso wie das orangegelbe Licht, kann die einmal durch die entgegengesetzte Lichtqualität eingeleitete Spaltöffnungsbewegung nicht ändern; sie setzen vielmehr an beiden Tagen die durch die andere Lichtqualität in Gang gesetzte Reaktion in gleicher Weise fort. Daraus muß geschlossen werden, daß die beiden Spektralfarben

den gleichen Einfluß auf die Öffnungsreaktion der Spalten haben. Daß tatsächlich eine Öffnungsreaktion durch eine unwirksamere bzw. wirkksamere Lichtwellenlänge geändert werden kann, ersehen wir aus der gleich zu besprechenden Kurve der Fig. 8.

Wenden wir uns aber zunächst der Fig. 7 zu. Bei diesem Versuch wurde entsprechend den vorhergehenden Versuchen der Einfluß von rotem Licht untersucht. Die Schließzellenbewegung ist am 1. und 3. Tage im blauen Licht identisch. Am 2. Tag finden wir im roten Licht eine sehr starke Abweichung davon, und zwar bleibt

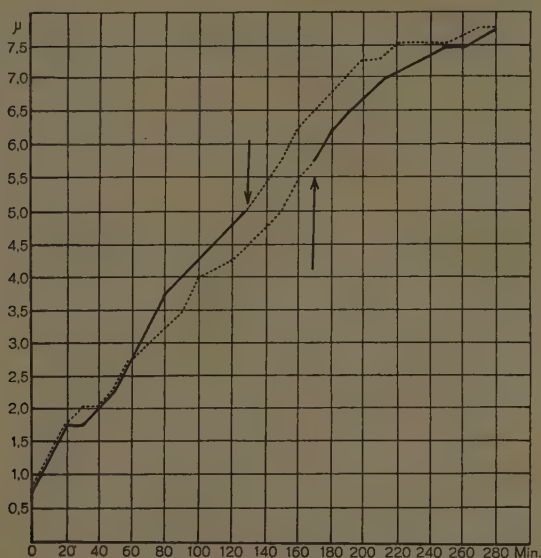


Fig. 6.

die Öffnungsweite von der 40. Min. an hinter der Öffnungsweite im blauen Licht zurück. Die genauen Werte sind aus der Kurve abzulesen. Ist nun die Wirkung im roten Licht in der Tat geringer als im blauen, so muß sich das auch auf andere Weise zeigen lassen; und zwar wurde versucht, den Nachweis so zu erbringen, daß mit dem das Blaufilter passierenden Licht eine Öffnungsreaktion eingeleitet, hernach das Rotfilter in den Lichtstrahl eingeschaltet und schließlich wieder im blauen Lichte untersucht wurde. Ist unser Schluß richtig, so müßte in kurzer Zeit bei einer hinreichend schnell reagierenden

Spalte die Öffnungsweite im Rot geringer und im Blau wieder größer werden. Daß das tatsächlich der Fall ist, geht aus Fig. 8 hervor, wo

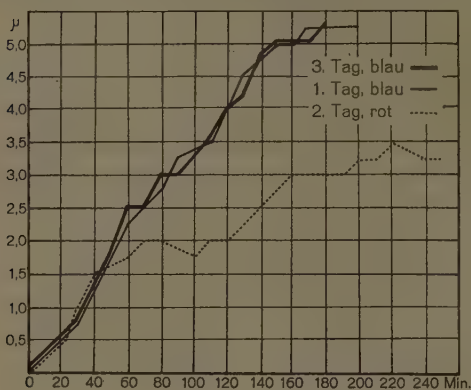


Fig. 7.

den, es sei aber schon hier erwähnt, daß die Transpirationsversuche von Iwanoff und Thielmann (1923) im roten und blauen Licht sich nunmehr durch verschiedene Spaltöffnungsweiten erklären lassen.

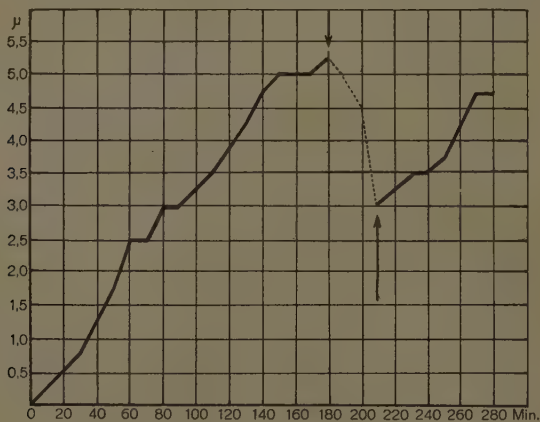


Fig. 8.

Die Wirkung der infraroten Strahlen, oberhalb $750 \mu\mu$ Lichtwellenlänge, zeigt die Fig. 9. Am 1. Tag wurde die Pflanze blauem

jeweils das Einschalten der anderen Lichtqualität durch einen Pfeil angegeben worden ist. Die Wirkung des roten Lichtes auf die Öffnungsweite der Stomata ist also im Gegensatz zu allen Angaben der Literatur geringer als im blauen. Im Zusammenhang sollen unsere Ergebnisse in einem besonderen Abschnitt besprochen werden.

Licht ausgesetzt und am 2. Tag versucht, im Infrarot eine Öffnung der Spalten herbeizuführen, was aber mißlang. Nach 140 Min. ließen wir dann wieder blaues Licht, wie am 1. Tage, auf das Blatt auffallen und erreichten dieselbe Öffnungsreaktion wie am 1. Tag im blauen Licht. Durch Parallelverschiebung gehen beide Kurven ineinander über. Die Wirkung im Infrarot war also von der Wirkung vollständiger Dunkelheit nicht verschieden.

In der Einleitung wurde erwähnt, daß die Spalten sehr ungleich reagieren können. Hierfür sei ein Beispiel gegeben. Wir wollen etwa die Kurven der Fig. 6 und 9 miteinander vergleichen. Beide Spalten wurden im gleichen Blaufilter und mit gleicher auffallender Energie untersucht. Die endgültigen Öffnungsweiten sind aber sehr verschieden, sie verhalten sich wie 3,5 zu 8. Dementsprechend ist auch der Öffnungsverlauf ungleichartig. Dabei wurde für jeden Versuch immer eine

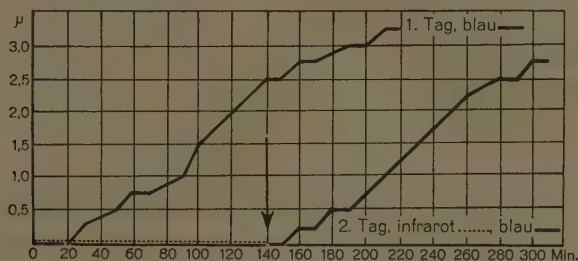


Fig. 9.

möglichst schnell reagierende Spaltöffnung genommen, so daß man doch eine größtmögliche Gleichartigkeit erwarten sollte. Das ist, wie man sieht, nicht der Fall.

Abschnitt IV.

Besprechung der Versuchsergebnisse.

Die im Vorigen mitgeteilten Ergebnisse stehen im Gegensatz zu den in der Literatur angegebenen Beobachtungen über diesen Gegenstand. Wie schon in der Einleitung gesagt wurde, können wir die älteren Resultate mit der Bemerkung zurückweisen, daß sie alle ohne Berücksichtigung der auf das Blatt auffallenden Energie gewonnen wurden und daher nicht gestatten, Schlüsse aus ihnen zu ziehen. Anders steht es mit der Untersuchung von Paetz. Gegen seine Methode und die Berechnungen der den Blättern gegebenen Lichtenergie lassen sich,

wie wir schon erwähnt haben, allerdings auch Bedenken erheben. Seine Ergebnisse waren aber deshalb besonders beachtlich, weil sie mit den Vorstellungen übereinstimmten, die man sich heute vielfach über die Beziehungen zwischen der Öffnungsreaktion der Stomata und der Größe der Assimilation macht. Das Ergebnis der Untersuchung von Paetz geht mit der alten, von Schwendener (1881) am deutlichsten ausgesprochenen Ansicht parallel, daß eine direkte Beziehung zwischen Assimilation und der Spaltenweite besteht. Dabei wurden gerne teleologische Betrachtungen angeknüpft. In den Bezirken, in denen die Assimilation groß ist, sollte auch die Öffnungsreaktion der Spalten am stärksten sein. Die Kurve der Assimilation bei verschiedenen Lichtwellenlängen läuft nach Paetz mit der Kurve der Spaltöffnungsweite mehr oder weniger parallel. Wir nehmen heute an, daß die Assimilation der Lichtquantenzahl und somit der Lichtwellenlänge proportional geht. Die Assimilation hat also demnach im Rot ihren größten Wert. Abweichungen hiervon lassen sich durch die verschiedene Absorption der Spektralfarben erklären. Unter Berücksichtigung dieser Vorstellungen und den Beziehungen, die man zwischen Assimilation und Spaltöffnungsreaktion sucht, läßt sich also eine Wirkung von Rot gegenüber Blau von 100:50 angenähert erwarten, was Paetz, wie gesagt, gefunden hat. Die geringe Wirkung von Grün zu Rot ließe sich vielleicht durch die geringe Absorption im Grün erklären. Dabei müssen wir aber voraussetzen, daß das Filter, welches Paetz benutzte, einen außerordentlich engen Spektralbezirk im Grün ausschneidet, der vom Blatt durchgelassen wird. Die exakte Untersuchung von Seybold (1933, S. 495, Fig. 10C) zeigt aber für die Schottischen Grünfilter, daß die Absorption von Grün höchstens um einige Prozent unter der von Rot liegt. Die Erklärung, die wir hier zugunsten von Paetz annehmen, ist also sehr unsicher.

Es bestehen nun zwei Möglichkeiten unsere Ergebnisse zu diskutieren. Einmal können wir uns auf den Standpunkt stellen, daß die bisher vorgelegten Resultate über die hier untersuchten Fragen durch methodische Unzulänglichkeiten unrichtig sind. Vom physikalischen Standpunkt aus ist jedenfalls die von uns angewandte Methode gegenüber der von Paetz gebrauchten besser und hat ohne Zweifel eine Reihe von Vorzügen.

Unsere Ergebnisse lassen sich mit den quantitativ durchgeführten Untersuchungen von Iwanoff und Thielmann über die Transpiration im roten und blauen Licht in Einklang bringen. Diese Forscher fanden, daß die Transpiration im blauen Licht größer war als im roten. Wenn sie abwechselnd im blauen und roten Licht die Transpiration feststellten,

fanden sie eine Erhöhung der Transpiration im Blau und eine Verminderung im Rot. Bisher suchte man diese Ergebnisse durch Permeabilitätsveränderungen zu erklären, weil alle Beobachtungen über Spaltöffnungsbewegungen in verschieden farbigem Licht eine größere Wirkung der roten Strahlen feststellten. Nachdem wir nun eine größere Wirksamkeit des blauen Spektralbezirkes gegenüber dem roten beobachtet haben, lassen sich die Ergebnisse von Iwanoff und Thielmann einleuchtender durch Spaltöffnungsregulation erklären.

Unsere Ergebnisse lassen auch die Beziehungen der Stomatabewegung zur Assimilation in ganz anderem Licht erscheinen, als Paetz es im Anschluß an ältere Ansichten dargestellt hat.

Der zweite Erklärungsversuch wäre eine Synthese der bisherigen Resultate und unserer Ergebnisse, die ebenfalls Licht auf die Frage der Assimilation der Schließzellenchloroplasten und ihren Beziehungen zur Stomataphysiologie wirft. Welche von den beiden Möglichkeiten die richtige ist, werden erst spätere Untersuchungen entscheiden können, für die wir den Weg zeigen können. Die Versuche sind aber nur dann durchführbar, wenn man sich einwandfreier Apparate und Methoden bedient.

Beginnen wir mit der Besprechung der ersten Möglichkeit, daß wir allein die Abhängigkeit der Spaltweite in verschiedenfarbigen Spektralbezirken richtig gesehen haben. Der Absorptionskoeffizient für farbiges Licht, das unsere Farbfilter ausblendeten, steigt von Rot nach Blau von 75—90% (Seybold 1933, S. 494). Die auffallende Energie wird also in allen Spektralbezirken sehr stark absorbiert, so daß wir bei unseren Besprechungen darauf kein besonderes Gewicht zu legen brauchen. Das müßten wir nämlich tun, wenn beispielsweise die Absorption von Rot zu Grün sich wie 100 zu 10 verhielte. Die auffallende Lichtenergie I , die, wie immer wieder erwähnt wurde, in unseren Versuchen überall gleich war, ist nun das Produkt aus der Lichtquantenzahl n und der Quantengröße ϵ , die $= h \cdot \nu$ ist, also $I = \epsilon \cdot n$.

Da I immer gleich war, änderte sich n und ϵ ; und zwar im umgekehrten Verhältnis. Wir fanden, daß die Wirkung der Lichtwellenlängen im Blau, Grün, Gelb und Orangegelb auf die Spaltöffnungsreaktion gleich war und im Rot nur etwa 60% von der im Blau ausmachte, wohingegen sie im Infrarot gleich Null war. Wenn man wie bisher Beziehungen zur Quantengröße sucht, drängt sich der Gedanke auf, daß die Quantengröße begrenzender Faktor für die Wirkung auf die Spaltöffnungsreaktion ist. Und zwar läge dann die Grenze der wirksamen Quanten im

sichtbaren Rot. Wenn wir daher in diesem Spektralbezirk nur eine Wirkung von 60% gegenüber der von Blau finden, so läge das unter der Annahme, daß die Quantengröße begrenzender Faktor sei, daran, daß wir durch das Wellenband, welches wir mit unserem Farbfilter ausschneiden, einen Teil wirksame und einen Teil unwirksame Quanten auf das Blatt auffallen ließen. Da nur die Zahl der wirksamen Quanten einen Einfluß auf die Stomata hätte, wäre natürlich die von den Schließzellen auszunutzende Energiemenge gegenüber Blau, wo alle Quanten wirken würden, geringer. Danach erklärt sich ungezwungen die Wirkung im Infrarot. Hier hätten wir dann ausschließlich unwirksame Quanten. Diese Spekulation kann natürlich vorläufig nichts weiter sein als eine Arbeitshypothese.

Es gibt jedoch noch eine zweite Möglichkeit unsere Resultate zu erklären. Sie ist aber für das Verständnis umständlicher als die erste. Wir nehmen dabei an, daß die Befunde von Paetz, die älteren Angaben und die unseren Zufallswerte sind, die immer nur für bestimmte Pflanzen gelten. Die Resultate lassen sich danach als das Produkt zweier einfacher Vorgänge in den Schließzellen erklären. Diese einfacheren oder primären Vorgänge sind die Bildung osmotisch wirksamer Substanz durch die Assimilation und eine Wirkung auf das Protoplasma, die einer Reizung gleichzusetzen wäre. Für die Assimilation legen wir dabei die neueren Ergebnisse zugrunde, daß jene proportional der Lichtwellenlänge ist. Für den zweiten, in den Schließzellen sich abspielenden Elementarvorgang nehmen wir dann im Blau eine größere Wirkung an, wie es ja auch für die phototropische Reizung beispielsweise gefunden wurde. Wir wollen dabei unter Reizung all das verstehen, was im Protoplasma der Schließzellen durch die Lichtwirkung ausgelöst wird mit Ausschluß der Wirkung des Lichtes auf die Chloroplasten, die die Assimilation leisten. Diesen beiden Elementar- oder Primärreaktionen, die so in bezug auf die gemessene Spaltöffnungsbewegung bezeichnet werden können, geben wir dann bei verschiedenen Pflanzen verschieden steile Kurven, die sich gegeneinander verschieben können, so daß alle denkbaren Resultate in der Öffnungsweite der Spalten möglich werden, je nachdem, welche Pflanze man zum Versuch wählt. Es könnte auch so die alte Ansicht von Dehérain für einige Pflanzen richtig sein, daß die größte Wirkung des Lichtes auf die Öffnungsweite im Gelb liegt.

Zwischen diesen beiden Hypothesen müssen neue Versuche, die eingeleitet worden sind, entscheiden. Findet man bei allen Pflanzen mit einer einwandfreien Methode die in dieser Arbeit wiedergegebenen

Ergebnisse bestätigt, so müssen wir uns zu einer Annahme entscheiden, die in Richtung des ersten Erklärungsversuches liegt. Es wäre noch möglich, daß die Grenze der wirksamen Quantengröße oder ein ähnlicher begrenzender Faktor für verschiedene Pflanzen bei verschiedener Lichtwellenlänge läge. Findet man aber ähnliche Resultate wie Paetz neben denen, die wir gefunden haben, so müssen wir in Richtung der zweiten Annahme weiter analysieren. Für die Beziehung der Bildung osmotisch wirksamer Substanz zur Spaltöffnungsreaktion ergibt sich nun folgendes. Ist die durch Assimilation gebildete osmotisch wirksame Substanz tatsächlich der Lichtwellenlänge proportional, wo dann beispielsweise im Grün sich eine geringere Wirkung zeigen könnte, so hat die Assimilation im Fall unserer ersten Annahme bei der Öffnungsreaktion der Spalten nur eine untergeordnete Bedeutung und im Fall der zweiten Annahme stellt sie nur eine Komponente des ganzen Vorganges dar. Damit wäre die Anschauung, daß der durch Assimilation gebildeten osmotisch wirksamen Substanz bei der Spaltöffnungsbewegung eine so überragende Rolle zufiel, wie Paetz aus seinen Versuchen glaubt ableiten zu müssen, widerlegt und die Anschauung Linsbauers (1917, 1925 und 1926) nicht so scharf abzulehnen, wie Paetz es tut. Folgt die durch Assimilation gebildete osmotisch wirksame Substanzmenge nicht dem Gesetz der Quantenzahl, so läßt sich über die Beziehung zwischen der Assimilationswirkung und der Spaltöffnungsbewegung noch nichts aussagen. In der Tat ist die angegebene Gesetzmäßigkeit für höhere Pflanzen noch nicht eindeutig nachgewiesen worden. Die Angaben für die Assimilation höherer Pflanzen in verschieden farbigem Licht sind trotz vieler Versuche immer noch widersprechend. Es würde sich gerade für die Beziehung zwischen Assimilation und Spaltöffnungsreaktion eine erneute Untersuchung dieser Gesetze, vor allem in Bezug auf die Bildung osmotisch wirksamer Substanz durch die Chloroplasten der Schließzellen sehr lohnen!

So wie im Einzelnen die Ergebnisse solcher Untersuchungen ausfallen mögen, muß dahingestellt bleiben. Fest steht jedenfalls, daß die Spaltöffnungsbewegung von der Lichtqualität abhängt und daß die Chloroplasten der Schließzellen durch ihre starke Lichtabsorption „energiereiche Orte“ (Seybold 1933, S. 507) innerhalb der Zelle sind. Ob nun die absorbierte Lichtenergie zur Bildung osmotisch wirksamer Substanz oder zu anderen physiologischen Reaktionen, welche der Stomatabewegung zugrunde liegen, verwandt werden, muß weitere Forschung ergeben.

Für die weitere Analyse der Spaltöffnungsbewegung in bezug zur Quantentheorie ist die Untersuchung an anderen Pflanzen als *Helianthus annuus* mit einer unserer Methode entsprechend einwandfreien Methode erwünscht, um zwischen den Richtungen der beiden oben skizzierten Annahmen entscheiden zu können. Hand in Hand mit den zu fordernden Versuchen über die Assimilation lassen sich dann die Beziehungen zwischen der Spaltöffnungsbewegung und der Assimilation finden und die Frage nach der Bedeutung der Schließzellenchloroplasten lösen. Damit ist der Weg für die weitere Analyse der Spaltöffnungsbewegung in Richtung unserer Fragestellung gezeigt worden.

Abschnitt V.

Zusammenfassung.

1. Es wird eine brauchbare Apparatur zur Untersuchung der gestellten Aufgabe und ein einfacher und sicherer Versuchsgang angegeben, der es erlaubt, folgende eindeutigen Schlüsse zu ziehen. Die Versuchspflanze war *Helianthus annuus*.

2. Bei etwa derselben Lichtenergie, die an einem klaren Sonnentage am natürlichen Standorte in die Schließzellen der Blattunterseite einstrahlt, ist die Spaltöffnungsbewegung von der Lichtqualität abhängig. Und zwar ist die Wirkung der blauen, grünen, gelben und orangegelben Strahlen gleich. Die maximal durchgelassenen Wellenlängen der betreffenden Filter sind für Blau 436, Grün 509, Gelb 546 und Orangegelb 578 μ .

3. Die Wirkung im sichtbaren Rot (maximal durchgelassene Lichtwellenlänge 644 μ) ist geringer als im Blau, und zwar ist das Verhältnis der schließlichen Öffnungsweite in unserem Fall angenähert 100:60.

4. Auf Grund unserer Untersuchungen führen wir die quantitativen Versuche von Iwanoff und Thielmann, die die Transpiration im roten und blauen Licht feststellten, auf Spaltöffnungsvariation zurück.

5. Infrarote Strahlen unterscheiden sich in ihrer Wirkung nicht von vollständiger Dunkelheit.

6. Es werden die sich aus den vorliegenden Untersuchungen ergebenden Beziehungen der Spaltöffnungsbewegung zur Assimilation aufgezeigt und zwei Arbeitshypothesen für weitere Forschungen in dieser Richtung, die bereits in Angriff genommen sind, aufgestellt.

Literaturverzeichnis.

1. Bachmann, Fr., Über die Verwendung von Farbfiltern für pflanzenphysiologische Forschungen. *Planta* 8, 487, 1929.
 2. Iwanoff, L. A. und Thielmann, M., Über den Einfluß des Lichtes verschiedener Lichtwellenlänge auf die Transpiration der Pflanzen. *Flora* 16, 296, 1923.
 3. Kommerell, E., Quantitative Versuche über den Einfluß des Lichtes verschiedener Wellenlänge auf die Keimung von Samen. *Jb. f. w. Bot.* 66, 461, 1927.
 4. Linsbauer, K., Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegung. *Flora* 9, 100, 1917.
 5. — Beobachtungen an Spaltöffnungen. *Planta* 2, 530, 1926.
 6. — Weitere Beobachtungen an Spaltöffnungen. *Planta* 3, 527, 1927.
 7. Nius, E., Untersuchungen über den Einfluß des Interzellularvolumens und der Öffnungsweite der Stomata auf die Luftwegigkeit des Laubblattes. *Jb. f. w. Bot.* 74, 33, 1931.
 8. Nuernbergk, E. und De Buy, H., Über Methoden zur Analyse von Wachstumserscheinungen. *Rec. Trav. bot. néerl.* 27, 417, 1930.
 9. Paetz, K. W., Untersuchungen über die Zusammenhänge zwischen stomatärer Öffnungsweite und bekannten Intensitäten bestimmter Spektralbezirke. *Planta* 10, 611, 1930.
 10. Seybold, A., Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter I. *Planta* 16, 196, 1932.
 11. — Ebenda II, 18, 479, 1933.
 12. Schwendener, S., Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. *Monatsber. d. Preuß. Akad. d. Wiss.* 1881, 833.
 13. Stälfelt, M. G., Die photischen Reaktionen im Spaltöffnungsmechanismus. *Flora* 21, 236, 1927.
 14. — Die Abhängigkeit der Spaltöffnungsreaktionen von der Wasserbilanz. *Planta* 8, 287, 1929.
-

Beiträge zur Ökologie und Biologie brasilianischer Podostemonaceen.

Von F. Tobler.

Mit 15 Abbildungen im Text und Tafel VIII¹⁾.

Die Familie der Podostemonaceen zieht unweigerlich die freudige Aufmerksamkeit aller auf sich, die sie an ihren Standorten kennenlernen. Und näheres Eingehen fördert nicht allein stets weiteres Eingehen auf ihre Besonderheiten, sondern auch immer noch Neues, selbst an schon bekannten Formen zutage.

So erging es auch mir, als ich während eines längeren Aufenthaltes an der Mündung des Rio Guandù in den Rio Doce (im brasilianischen Staate Victoria, nicht fern der Grenze von Minas Geraes) sie das erste Mal lebend kennenlernte und mich ebenso dort, wie auch später an mitgebrachtem Material, mit ihnen beschäftigte. Die Beobachtungen am Standort fallen in den September 1929, die Untersuchung in der Heimat konnte erst kürzlich abgeschlossen werden, nachdem ich während eines Besuches im British Museum in London (Oktober 1931) die mir vorliegenden Formen hatte endgültig bestimmen können.

Den meisten früheren Bearbeitern hatte, mit Ausnahme von Goebel, die Morphologie und Entwicklungsgeschichte noch viel Anziehendes und Neues geboten, weniger aber war, wohl weil die eigentliche Arbeit erst in der Heimat vorgenommen werden konnte, die Ökologie und Biologie ausgebeutet worden. Hierzu kam mir eben mein längeres Verweilen besonders zu statten. So glaube ich zunächst zur Kenntnis der Standorte, die ich einige Wochen hindurch beobachtete und untersuchte, beitragen zu können.

Der Standort, unterhalb des Dorfes Baixo Guandù im Rio Guandù, liegt in einem auf etwa 1 km langen Stück vor der Mündung etwa 60 m fallenden Stück des hier im Ganzen 10—20 m breiten Flusses (Taf. VIII, Fig. 1). Es war damals Ende der trockenen Zeit, also die

1) Die Herstellung einer Anzahl von Abbildungen verdanke ich der freundlichen Hilfe von Frl. A. Lauche.

Wassermasse ungefähr die geringste, die vorkommt. In anderer Zeit ist die Breite des Flusses gegen 20 und mehr Meter. In der wasserärmeren treten die sehr bezeichnenden Stufenbildungen im Flußbett gut hervor, solche von bald Meterhöhe sind nicht selten, daneben aber kommen auch schmale Klüfte und schräge Flächen von Quadratmetergröße vor. Der Fels ist Urgestein, die höheren Blöcke leisten hier kräftigen Widerstand (während im viel gewaltigeren Flußbett des Rio Doce an mehrere Meter hohen Felsen riesige Ausspülungen vorliegen, wo offenbar die größere Wassermenge einwirkt.) Aus der geschilderten Beschaffenheit des Bettes im Rio Guandù ergibt sich, daß die Strömungsstärke eine sehr verschiedene, auch an nahe benachbarten Stellen sein kann. Zwischen höheren Blöcken ist die Strömung reißend zu nennen, über Platten fließt das Wasser je nach ihrer Neigung in allen wechselnden Geschwindigkeiten und Tiefen. Dies aber ist gerade wesentlich für unseren Gegenstand: nirgend dürfte sich auf nahem Raum eine solche gestaltliche Verschiedenheit der die Felsstücke bewohnenden Vertreter der gleichen Familie finden wir hier. Die Verschiedenheit des Standortes aber ist es, die den verschiedenen Formen geeignete Bedingungen gewährt. Und damit erklärt sich der auch hier vorliegende Reichtum von Podostemonaceen auf engerem Gebiet, der uns so anzieht und der zu ihrer Beobachtung reizt.

Anfangs zog meine Aufmerksamkeit nur die größte der dort vorkommenden Podostemonaceen auf sich: *Mourera aspera* (Bong.) Tul. Teils während deren Untersuchung, teils erst bei späterer Durcharbeitung des Materials fand ich noch die weiteren Angehörigen der Familie: *Lophogyne aculifera* Tul. & Wedd., *L. helicandra* Tul., *Tristicha hypnoides* Spreng., *Mniopsis scaturiginum* Mart. et Zucc., die sämtlich in unmittelbarer Nachbarschaft wuchsen und deren ökologische Beziehungen nun Interesse erweckten, da sie schon durch ihre äußere Unterscheidung verschiedene Lebensbedingungen verrieten. Goebel (335) hat bereits davon gesprochen, daß einerseits sehr mannigfache Formbildung innerhalb der vorkommenden Podostemonaceen für verschiedene Flüsse desselben Landes und Gebietes, auch selbst innerhalb des gleichen Flußlaufes, bemerkt werden könne, andererseits auch der Reichtum verschiedener Gestalten und Formen am gleichen Standort auffällt. Er sucht daher die allen diesen wunderlichen Erscheinungen der Pflanzenwelt gemeinsamen Lebensbedingungen festzustellen und nennt als solche die immerwährende kräftige Mischung von Luft und Wasser, die dank der Strömung die Vegetationsorgane umgibt. Vielleicht hat er aber die feineren Unterschiede auf

engem Raum nicht so voll gewürdigt, weil er nicht ausreichende Gelegenheit zum Studium am Standort hatte. Hier glaube ich nachtragen zu können. Sicher ist zunächst festzustellen, daß Gürtel in verschiedener Höhe bestehen: *Mourera aspera* hat am Rio Guandù zu der Zeit meines Aufenthaltes allgemein eine so hohe Lage im Wasser, daß die großen Blätter nur noch eben vom Wasser überspült werden, während *Lophogyne aculifera* und *helicandra* sich stets an steileren und stets ganz im Wasser liegenden Felsflächen in guter Entwicklung vorfinden und die beiden kleineren Arten, *Mniopsis scaturiginum* und *Tristicha hypnoides* noch etwas tiefer und innerhalb der *Lophogyne*-Vegetation gedeihen. Daß die Blütenstände sich immer aus dem Wasser erheben, trifft für die mir vorkommenden Formen durchaus nicht zu (Goebel gibt dies an). Selbst von *Mourera aspera* fand ich Blüten, noch mehr Knospen, so gut wie ganz im Wasser, nur die Fruchstände ragten immer heraus, für *Mniopsis* und *Tristicha* fand ich sie völlig im Wasser.

Im allgemeinen Teil sei noch kurz der auch von Goebel (339) erwähnten Tatsache gedacht, daß Tiere die Podostemaceen nicht angreifen. Ich kann bestätigen, daß die am Rio Guandù weidenden und ihn auch wohl durchschreitenden Kühe selbst die großen Blätter der *Mourera* nicht fressen. Andererseits verdient Beachtung, wie zahlreiche Tiere zum Teil im Larvenzustand, grade die dort vorkommenden Podostemaceen, wenn auch nicht anfressen, so doch auf kleinem Raum zum Aufenthalt benötigen.

Durch die Freundlichkeit des Herrn van Emden vom Staatl. Museum für Tierkunde in Dresden erhielt ich auf Veranlassung von Herrn Prof. Dr. Jacobi folgende Liste übermittelt, die die an meinen Exemplaren von *Mourera aspera* in den „Taschen“ oder in den moosigen Teilen von *Mniopsis* usw. gefundenen Tiere betrifft:

1. Hydropsychidae-Larven (Trichoptera), vielleicht Unterfamilie Macronematinae.
2. Chironomidae-Larven.
3. Eine Plecoptera-Larve.
4. Zwei Simuliidae-Larven.
5. Eine Larve Muscidae acalyptratae.
6. Eine Lepidoptera-Larve (*Paraponyx* sp.?).
7. Eine Larve Dryopidae, nahe Dryops (Coleoptera).
8. Eine winzig kleine Larve von Hydroptilidae oder einer anderen Trichoptera-Familie.
9. Zwei Puppenhüllen, deren eine mit Puppe, vielleicht zu 8 gehörig.
10. Ein kleiner Oligochaete.

Ich danke den beiden Herren sehr für die freundliche Bemühung. Die Reichhaltigkeit der Liste ist ganz unerwartet und von größtem biologischen Interesse.

1. *Mourera aspera* (Bong.) Tul.

Warming (Abh. III, 473) hat angegeben, daß die Wurzeln für die Festheftung der Formen keine große Rolle spielen. Vielmehr sind die bezeichnend gestalteten krallenähnlichen Organe als Sprosse anzusehen. Sie lassen sich am besten mit den ähnlich geformten Haftorganen der großen Laminarien im nördlichen Atlantik vergleichen. Ihre Bedeutung für die Pflanze erhellt sofort daraus, daß die Strömung besonders an der (zu meiner Zeit) etwa 10 cm unter der Wasseroberfläche sitzenden Basis der Pflanze eine ganz gewaltige ist. Sie sitzen nicht selten in Vertiefungen (Rillen etc.) und Lücken zwischen mehreren Blöcken, während dann die großen, bis bald einen Meter im Blattdurchmesser messenden Blattflächen flach auf den Steinen in einer nur geringfügigen Wassertiefe aufliegen, auch wohl, in einem Teil sich kaum über den Spiegel erhebend, über die mindestens dauerndbespritzten Seitenflächen der Blöcke herunterhängen (Taf. VIII, Fig. 2 u. 3). Auf das Deutlichste kann an ihnen die Richtung der wellenförmigen Falten



Fig. 1. Ein Exemplar von *Mourera aspera*, losgelöst, auf dem Strande. Etwa $\frac{1}{10}$ nat. Gr.

in der Spreite, die von den (unterseitigen) taschenartigen Vertiefungen wohl zu trennen sind, erkannt werden: sie liegen quer über die Spreite, senkrecht zur Strömungsrichtung des Wassers, als ob sie durch dessen dauernden Anprall erzeugt worden seien (Fig 1). Die Verkittung der Haftorgane mit der Unterlage ist ganz außerordentlich weitgehend: es gelingt niemals, diese abzulösen, ohne sie zu verletzen oder Gesteinspartikelchen abzureißen. Die Verbindung erfolgt offenbar wie bei echten Wurzeln durch teilweise Auflösung von Teilen des Gesteins.

Schon hieraus kann entnommen werden, daß die Angabe bei Engler (13), daß die großen Blätter der *Mourera*-Arten „meist in ruhigem Wasser liegen“, nicht zutreffend ist. Vielmehr deutet schon die ausgiebige Festheftung der Stiele, vor allem aber auch die starke

Beanspruchung der Blattränder in der reißenden Strömung und als ihre Folge der starke Verschleiß auf das Gegenteil! Es kann höchstens sein, daß bei dem verhältnismäßig niedrigen Wasserstand zur Zeit

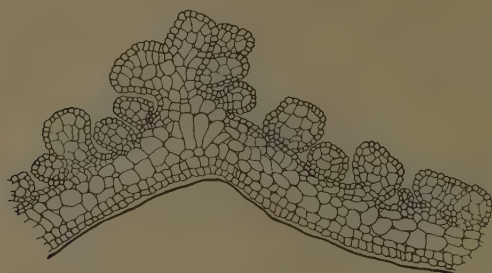


Fig. 2. Querschnitt durch einen Blattlappen von *Mourera aspera*, die Emergenzen der Oberseite zeigend. Vergr. 60.



Fig. 3. Ausgefranster Blatttrand von *Mourera aspera*, etwa 8fach.

meiner Beobachtungen grade die Ränder, unmittelbar an der Wasseroberfläche, mehr als sonst in Mitleiden-schaft gezogen werden und daß daher auch die folgenden Besonderheiten sich feststellen ließen:

Die jungen Blätter zeigen eine kräftigere Konsistenz als die älteren, sie sind nicht allein dicker in sich zusammengeschlossen und eingefaltet oder vom Rande her eingebogen, sondern sie sind in den Geweben saftstrotzend und massig. Später, etwa mit der Ausbreitung der Fläche über Handgröße, werden sie eher weicher und legen sich dem Stein an. Erst dann treten die Ausstülpungen und Falten auf, die oben erwähnt waren. Die Ränder der Blätter sind also anfangs infolge der Einkrümmung gut geschützt, später liegen sie frei und es

macht sich dann häufiges Einreißen und Abreißen von Stücken bemerkbar. Das ganze Blatt besitzt keine eigentlich differenzierte Epidermis, kaum daß die obersten Zellagen der Spreite sich durch schwachpapillöse Vorwölbung abheben (Fig. 2). Dabei tritt, wie schon

frühere Untersucher betonten, eine deutliche Dorsiventralität hervor: die Papillen sind wesentlich der Oberseite eigen, während die Unterseite (später) die bezeichnenden umfangreicheren Auswüchse aufweist. Sehr häufig erfolgt nun an den von mir beobachteten Blättern bei größerer Ausdehnung in dem stark bewegten Wasser eine Verletzung



Fig. 4. Rankenartig gewordenes Blattstück von *Mourera aspera*, etwa 15 fach.

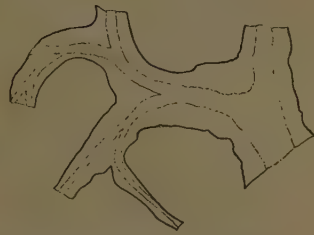


Fig. 5. Ranken aus stehengebliebenen Nerven entstehend, *Mourera aspera*, etwa 15fach.

in Gestalt einer Abspleißung der Ränder. Nur die, wenn auch schwach ausgebildeten Nerven (die bekanntlich kaum Gefäße enthalten) leisten dabei Widerstand, und so bekommt der Rand solcher Blätter ein gefranstes und aufgelöstes Aussehen (Fig. 3—5). Die Abbildung, die Warming (III, Taf. 26) gibt, läßt davon nichts erkennen. Meine Objekte zeigten durchweg verletzte Ränder;

möglich, daß das mit dem niedrigeren Wasserstand und der stärkeren Inanspruchnahme der Blätter in der Strömung zusammenhängt. Die weitere Folge aber war nach meinen Beobachtungen eine überall wiederkehrende: die verletzte Oberfläche begann sich noch stärker pa-

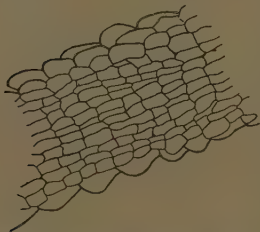


Fig. 6. *Mourera aspera*, Rand eines nach Verletzung stehengebliebenen Nerven, papillöse Oberhaut sich festigend. Vergr. 22.

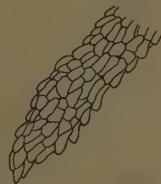


Fig. 7. Spitze eines stehengebliebenen Nerven von *Mourera aspera*. Vergr. 22.

pillös auszubilden, die Oberhaut wuchs und wucherte aus, im Verlauf der feineren Nerven aber verlängerten sich die Gewebsmassen zu feinfädigen (kiemenartigen) Partien und gaben nun den Rändern ein völlig verändertes Bild (Fig. 6 u. 7). Dies erinnert ein wenig an das, was

Warming (III, 474) für junge Blätter mitteilt. Diese aber fand ich infolge der starken Einkrümmung immer intakt.

Daß die auf diese Weise entstehenden feinen, fast an Ranken erinnernden Endfäden sich aus dem Verlauf der Nerven ergeben, ist immer noch erkennbar (Fig. 5). Diese hier offensichtlich pathologische und nachträgliche Veränderung der Blattränder hat ihre Parallele bei andern Angehörigen der Familie: bei *Marathrum utile* Tul. (Engler, 40) kommen nach Herbarmaterialien solche feinen Zipfel vor, die in den Beschreibungen nicht erwähnt zu sein scheinen, bei *M. Schiedeianum* Cham. finden sie sich kürzer zipfelig und mehr krallenartig, was schon stark an meine Bilder erinnert. Offenbar sind also auch bei andern Gattungen und Arten je nach Einzelstandort und besonderen Verhältnissen die Grade der Aufteilung des Blattrandes einem Wechsel unterworfen. Man kann außerdem wohl sagen, daß die starke Zerteilung



Fig. 8. Nachträgliche Sprossung auf dem Nerven eines alten Blattes von *Mourera aspera* (nach Verletzung). Nat. Größe.

der Spreitenränder oder Blattspitzen, die teilweise für Formen bezeichnend geworden sein dürfte, die an ausgesprochen stärkst bewegten Stellen wachsen, sich bei meiner *Mourera* und zu der Beobachtungszeit (Ende der Trockenzeit!) unter erkennbaren besonderen Umständen einstellt. Andere *Mourera*-Arten gehen häufiger zu dieser Gestaltsveränderung über: bei *M. fluvialis* Aubl. kommen fast schon federteilige Blätter vor, länger zerschlitzt und schon rankenähnlich werden sie bei *M. Weddelliana* Tul. Alles dies zeigte mir das Herbarmaterial des Britischen Museums aufs deutlichste und dort fand sich auch eine *M. aspera*, gesammelt von Glaziov 1882 bei Rio de Janeiro, mit einem dem meiner Stücke sehr gleichenden Aussehen.

Es erhebt sich noch die Frage, wie die weitere Entwicklung dieser Gebilde sein könne. Da ältere größere Blätter mit solchen Rändern nicht gefunden werden, die weitere Entwicklung zeigen, so wird dies Verhalten wohl mit dem Beginn der Regenzeit und wieder steigendem Wasserstand sein Ende finden. Möglich, daß diese älteren Blätter dann zugrunde gehen, oder daß die Spreite sich verbreiternd wieder auswächst, wenn die Blätter wieder tiefer unter den Spiegel geraten und in ruhigere Lage im Strome gelangen.

Und weiter erfolgt eine regelrechte Sproßbildung auf den alten Blättern, und zwar sowohl bei Verletzung an oberen Teilen, als auch bei den älteren Exemplaren weiter unten nahe dem Grunde (Fig. 8). Diese Sproßbildung geht durchweg aus den Nerven hervor,

sie hat den gleichen Verlauf (Bildung von Herden jugendlicher Zellen) wie etwa bei Begoniablättern und andern bekannten Beispielen. Die so entstehenden jungen Sprosse sind abweichend in Gestalt von allen andern. Sie erinnern an das Austreiben, das Goebel (339) für *Oenone*

Imthurnii Goebel erwähnt, sie sind meist aufgerichtet, abgespreizt von den Blättern, starr und rundlich, beginnen bei einigen Zentimetern Länge sich zu verzweigen, doch zeigten sie an meinem Material noch keine Blattbildung. Sie dürften im Habitus Keimpflanzen ähnlich sein, für die ich sie auch zuerst geneigt war zu halten, bis ich aus der Art ihrer Einfügung in die Unterlage ihre Natur erkannte. Die Entstehung

dieser Wucherungen aus der die Oberhaut bildenden papillösen Schicht erinnert durchaus an die Bilder der auf der Blattfläche oberseits so reichlich erscheinenden bläschenartigen Gebilde, die wiederholt beschrieben, doch noch nicht anatomisch abgebildet sind (Fig. 9).

Auch sie können sich, wie man sieht,

verzweigen, sind also letzten Endes nichts anderes als unentwickelte Stufen der vorher beschriebenen Sprosse. Diese aber verdanken ihre umfangreichere Entwicklung dem andersartigen Ort, der Stellung auf den Nerven, wo sie seltener, aber von vornherein kräftiger in Erscheinung treten. Dies stärkere Wachstum macht sich bemerkbar darin, daß, nachdem die ersten

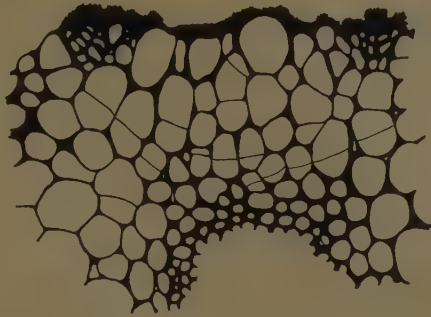


Fig. 9. Einzelheiten vom Beginn einer Aussprossung wie in Fig. 11. Vergr. 75.

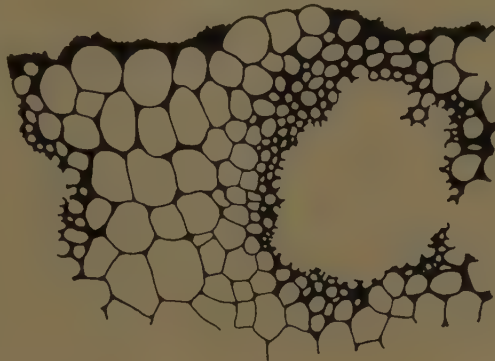


Fig. 10. Normale Anatomie eines Blattnervenquerschnittes (das Gefäßbündel ist fortgelassen). Vergr. 75.

Stufen der Entwicklung innerhalb der obersten Schicht (um nicht von Oberhaut zu reden) vorliegen, sich auch in tieferen Schichten bald lebhafte Teilungen einstellen, wie das am besten der Vergleich des Querschnittbildes durch nicht aussprossende und aussprossende Nerven zeigt (Fig. 10). Im Anschluß an die neueren Untersuchungen von Went (1926) sei hier noch auf zweierlei Anatomisches aufmerksam gemacht, was bei *Mourera aspera* offenbar ähnlich ist wie bei der von Went untersuchten *Oenone Staheliana*: Went spricht von Kollenchym in deren Stämmen. Solches fand ich ebenfalls als Ursache für die erwähnte Festigkeit und Härte der Nerven. Auch lassen die Querschnitte gut erkennen, daß die oberflächlichen Schichten mit Ausnahme der obersten, die Oberhaut so eigenartig vertretenden, derartige Verdickungen besitzen. Solche Gewebe fehlen aber in der Spreite selbst. Der Kollenchymcharakter verliert sich an den Stellen, wo die Sprossungen auftreten. Ebenso fand Went den „Milchsaft“ bei *Mourera fluviatilis* Aubl. Auch bei *M. aspera* fand ich die Anzeichen solchen Vorkommens gerade an den verletzten Stellen, wo sich ganz entsprechend den Erscheinungen bei Verletzung milchsaftführender Landpflanzenteile Reste und Krustenbildung über den Wunden finden. Sie ersetzen bisweilen auf der Oberfläche die Verdickungen, die sonst die Außenwand einer normalen Epidermis aufweist.

Im Zusammenhang hiermit und als allgemeiner Beitrag zur Morphologie der *Mourera* sei noch hingewiesen auf die Blütenstandsachsen und ihr wechselndes Verhalten je nach Standort im engeren Sinne. Wiederholt ist schon in den Angaben früherer Autoren davon die Rede, daß die Blütenstände sich immer über das Wasser erheben. Das ist völlig zu bestätigen, wie das auch die Standortsbilder (Taf. VIII, Fig. 2 und 3) erkennen lassen. Vielfach sind im Blütenzustand die Achsen von etwa 10—20 cm Länge nahe unter dem Wasserspiegel entsprungen und dann haben sie eine ziemlich harte und glatte Oberfläche sowie den schon bekannten Bau mit Interzellularen. Im ganz auffallenden Gegensatz hierzu gibt es aber auch solche, und zur Zeit meiner Beobachtungen noch in jugendlichem Zustand befindliche, die wesentlich tiefer unter der Oberfläche — und meist an stark bewegten Stellen des Flusses — entstehend, viel länger werden, dabei viel dicker und doch weich und biegsam sind. Ich fand Stücke von fast 40 cm Länge und etwa 1,5 cm Dicke. Deren Oberfläche ist überreich mit an Ambulakralfüßchen von Cölenteraten erinnernden papillösen Wucherungen besetzt. Diese gleichen anatomisch denen, die sich auf den Blättern finden (Fig. 2), so daß die Außenseite der Achsen sich schon gänzlich anders an-

fühlt als die der aufrecht stehenden. Diese langen jungen Blütenstandachsen flottieren mehr oder weniger im Strom und es nimmt daher nicht wunder, daß auch ihre Anatomie völlig abweicht von der der starreren aufrechten. Sie lassen zunächst einen deutlichen Zentralstrang erkennen, der aus kleinerem, im äußeren Umkreis kollenchymatisch verdickten und Milchschaftschläuche in sich einschließenden Zellgruppen zusammengesetzt ist, ebenso kommen hier größere Interzellularkanäle vor. Wo aber der Sproß, steif werdend, sich über das Wasser erhebt, da entsteht auf der Oberfläche zunächst eine regelrechte Epidermis so typischer Art (auch mit Kutikularbildung), wie sonst nirgends an der ganzen Pflanze. Der Zentralstrang erhält gleichzeitig einen massiven Gürtel von gelblich gefärbten Sklerenchymgruppen von etwa dreifacher Wanddicke gegenüber den mehr kollenchymartigen der flottierenden Sprosse. Gefäßbündel liegen dabei in beider Art Achsen sowohl im Zentralstrang (dort die größeren), als auch außerhalb. Die letzteren sind in den flottierenden Achsen nur schwach von Kollenchym umgeben, in den aufrechten aber in einem festen Mantel von Sklerenchym geschützt. Über den Bau der Gefäßbündel sei ergänzend zu den Beobachtungen früherer Autoren eingefügt, daß die äußeren Bündel oft ausschließlich Siebröhren, bei den aufrechten Sprossen auch die inneren mehrfach nur solche besitzen, bei den flottierenden langen Sprossen dagegen im Innern auch größere Ring- und Spiralgefäße auftreten, manchmal zu 3—6, also etwa ein Zwanzigstel dessen, was die Siebröhren ausmachen! Diese Abweichungen, an sich uns nicht unbekannt von amphibischen Wassergewächsen, sind deshalb hier beachtlicher, weil sie zur gleichen Zeit der Entwicklung offenbar je nach Ursprungsort der betreffenden Sprosse vorkommen und sich in nächster Nachbarschaft so völlig verschieden, je nach Inanspruchnahme der Organe, modifiziert vorfinden. Die Interzellularen fand ich übrigens in den allerdings viel dünneren aufrechten Sprossen viel weniger und kleiner vor. Die Wandelbarkeit des inneren Baues ist demnach bei *Mourera* eine ungewöhnlich große.

2. *Lophogyne aculifera* Tul. et Wedd.

Von den Standorten dieser Pflanze war oben schon die Rede: sie sind durchweg steile, fast senkrechte Felswände, an denen die Strömung mit großer Gewalt vorbeischießt (Taf. VIII, Fig. 4). So sitzen sie mit ihrem fleischigen Caulom (Engler 44) dem Felsen fest auf, auch die Verzweigungen sind, soweit sie strangartige Ausbildung haben, der Unterlage völlig angeschmiegt. Beginnende

Verzweigungen tasten dabei gleichsam seitlich vor (Fig. 11). Für *L. aculifera* Tul. et Wedd. hat Warming (III, Taf. XXIV) dies



Fig. 11. *Lophogyne aculifera*. Caulome mit Verzweigungen und zum Teil mit regenerierenden Blattsprossen (fädige Abzweigungen!). Etwas verkleinert.

vorgeführt, bildet auch die Blattsprosse ab. Solche verbreitern sich auf etwa 1–2 qcm Größe, sie sind weich und aben im Habitus eine Art Verkleinerung der Mourera-Blätter (Fig. 12). Die Ränder dieser Blätter besitzen ähnliche, oft peitschenartige Lappen, dabei eine ausgesprochene, auch äußerlich sichtbare Nervatur, in der gewisse festere (wiederum kollenchymatische) Elemente auftreten. Aber auch hier läßt sich — vielleicht nur zu der Jahreszeit meiner Beobachtungen, die eine tiefere Lage der Strömungslinie mit sich bringen muß — erkennen, daß es zu Zerreißen kommt, denen dann begrenzte Neubildung und damit Veränderung des Habitus folgt. Bei

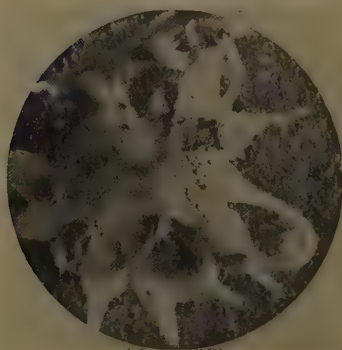


Fig. 12 a u. b. Blattsprosse von *Lophogyne aculifera*. mit zum Teil peitschenförmigen Spitzen (regenerierend). Etwa $4\frac{1}{2}$ mal vergrößert.

Verletzung der Spreiten bleiben nämlich, ganz wie bei *Mourera*, die Nerven erhalten, sie bilden dann fadenähnliche (an Kiemen erinnernde) Büschel an den Blattspitzen oder schließlich (Ende des Vorganges!) an der Abzweigungsstelle des Blattes vom Caulom (Fig. 13). Auf den ersten Blick ist es nicht immer leicht, die jungen Caulomverzweigungen von diesen nachträglichen Bildungen zu trennen. Doch ist die Konsistenz (und Anatomie) sofort ein Zeichen: die Caulomverzweigung ist starr und liegt der Unterlage fest an, die regenerativen Fäden sind viel zarter und unregelmäßiger.

Die aus den Achseln der „Blattzipfel“ wie aus Taschen hervorkommenden Blütenstände fand ich reichlich um die Zeit des

niedereren Wasserstandes. Es ist aber kein Zweifel, daß die Blüten sich so gut wie im Wasser befanden. Schon die im Kleinen kräftige Entwicklung und die Kürze sprechen hierfür.



Fig. 13. Fädige Regeneration an den Sproßgründen bei *Lophogyne*. Etwa 4mal.

3. *Lophogyne helicandra* Tul.

Ich fand diese zweite Art immer unmittelbar mit der ersten vereint. Sie unterscheidet sich nach den Abbildungen bei Engler (46) von der vorgenannten dadurch, daß sie als wesentlicheren Teil den blattartigen thallusähnlichen zeigt. Sie wuchs so eng mit der ersten Art zusammen, daß die Trennung mir lange Zeit Mühe machte und ich anfangs geneigt war, beide als die gleiche anzusehen. Doch ergibt nähere Untersuchung, daß die Thalli der *L. helicandra* selbst fest mit einer Art krustiger Sohle dem Felsen aufsitzen (Fig. 14) und sich also in verkleinertem Maßstab wie eine *Mourera* verhalten (ohne indessen solche „Rhizome“ zu besitzen). Die Standorte sind mehr Rillen und horizontale Felsspalten. Die Blätter weisen nur auf der einen (Unter-)Seite sehr umfangreiche Papillen auf (Emergenzen), die fest verbacken und Gesteinspartikelchen einschließen können. Auch

bei dieser Art treten starke den Habitus (Umriß) der Blätter verändernde Verletzungen häufig auf. Doch ergeben sich niemals daraus derartig fädige Bildungen. Offenbar ist der Standort ein mehr geschützter, sie sitzen eingebettet zwischen den andern und in schräger Lage, geben also weit weniger Widerstand, zerreißen infolgedessen nicht so stark und so enthält der Blatumriß lediglich unregelmäßig eckige Formen, Zipfelbildungen, Zungengestalt usw. Auch diese Art fand



Fig. 14. *Lophogyne helicandra*. Die Pflänzchen zeigen die Sohle, mit der sie dem Felsen aufsitzen! Wenig vergrößert.

ich mit Blüte und Fruchtkapsel unter gleichen äußeren Bedingungen wie die vorige.

Beidiesem Durch-einander und ähnlichem Verhalten möchte ich glauben, daß die beiden in den früheren Unter-

suchungen auch nach den bei Engler gegebenen Standortsangaben nicht immer mit voller Richtigkeit getrennt worden sind. Die Umbildungen durch die Verletzung und Regeneration dürften die Erkennung erschwert haben. Es wird sich in Zukunft empfehlen, hierauf mehr als bisher geschehen, zu achten! Über die Trennung der beiden Arten, deren Blütenbau ich nicht unterscheiden kann, besteht nach dem Habitus, wie ich ihn schildere, kein Zweifel.

4. *Mniopsis scaturiginum* Mart.

Diese kleine und zierliche, zunächst auch von mir gänzlich übersehene Podostemacee fand ich am Rio Doce nur unmittelbar mit der *Lophogyne* zusammen. Und zwar sitzen die moosartigen Pflänzchen zwischen den blattartigen Teilen der etwas größeren *Lophogyne* eingebettet, oft auf ihren Sprossen (und Caulomen) auf, ja sie umkleiden sie geradezu, wie ein epiphytisches Moos einen Blütenpflanzen sproß überzieht! (Fig. 15.) Ich fand blühende und fruchtende Exemplare, etwa in der Höhe der Flutlinie gesammelt. Es kann daher geschlossen werden, daß sich die Pflanze zum Blühen anschickt, sobald der Wasserspiegel sich gesenkt hat. Doch ist wohl völlige Benetzung der äußerst zarten Triebe auch dann noch vorhanden und unabhängig von wirklicher Trockenheit wie bei den größeren Formen.

Aber auch bei der *Mniopsis* fällt an den Caulomen wie an den Blättern deutlich die Erscheinung auf, daß die Pflanze unter der Strömung leidet und erhebliche Verletzungen erfährt. Die bisher meist rundlich angebildeten anliegenden (kriechenden) Caulome sind in Wirklichkeit viel stärker unregelmäßig in ihrer Oberfläche, oft ausgezackt und zerfranst. Sie wiederholen Bilder, wie wir sie — immer wieder an den größeren Gegenstand erinnert — bei *Mourera* gesehen haben. Auch hier kommt es dann zu Abrundungen und einer Art von Regeneration, wodurch sich die krause, eben an Moose mahnende Gestalt erklären läßt. Tatsächlich sitzen ja auch diese Pflänzchen, gerade wo sie den etwas größeren *Lophogynesprossen* anhaften, mehr in der Strömung als etwa die *L. helicandra*, die um Zentimeter tiefer und geschützter sitzt.



Fig. 15. *Mniopsis scaturigerum*, auf einem Caulom von *Lophogyne aculifera*, es umhüllend! Wenig vergrößert.

5. *Tristicha hypnoides* Tul.

Auch diese sehr zarte moosartige Pflanze fand ich lediglich in Gemeinschaft mit den vorgenannten, d. h. in die Vegetation der *Lophogyne*-Arten eingesprengt. Nach den bisherigen Angaben ist sie ausgesprochen rasenbildend und gilt als die weitest verbreitete Art Amerikas und Afrikas. Warming (V) hat ihr eine ausführliche morphologische Studie gewidmet. Sie besitzt gleichfalls ein rhizomartiges Organ und aus diesem erheben sich die bis einige Zentimeter langen moosähnlichen Sprosse. Eine eigentliche Vegetation davon fand ich am Rio Doce nicht, sondern nur wenige Exemplare zwischen den *Lophogyne*, die hier auf der senkrechten Felswand die Masse bildeten. Sie wird auch von Warming für sehr veränderlich gehalten (V, 107). Gerade diese Veränderlichkeit scheint mir darauf hinzudeuten, daß auch diese Pflanze dem mechanischen Einfluß der Strömung unterliegt und wohl Verletzung und Regeneration erfahren kann oder muß. Auch sie fand ich in Blüte und Frucht unter den Bedingungen, wie ich sie für die vorigen Arten angebe.

Zusammenfassung.

Für einige auf den Uferfelsen und Steinblöcken im Rio Guandù gefundene Podostemonaceen werden erstmalig die Standorte und ihre Verschiedenheiten klargestellt. Es ergeben sich dabei eine oft erhebliche Beeinflussung des Habitus durch Verletzung in der Strömung und ge-

wisse Regenerationerscheinungen. Solche scheinen den Standorten der Angehörigen dieser Familie oft eigentümlich zu sein und je nach Wuchs und Größe sich verschiedenartig auszuwirken. Auch anatomische Unterschiede wurden erkannt, die mit den Unterschiedlichkeiten des Platzes dieser in so reichem Maße umbildungsfähigen und daher so formverschiednen Pflanzen zusammenhängen.

Wenn öfter schon von früheren Beobachtern davon gesprochen worden ist, daß in recht verschiedener Weise bei diesen biologisch so interessanten Wasserpflanzen eine Oberflächenvergrößerung erreicht wäre, so finden wir bei den von mir angeführten Gegenständen als Beispiele dafür: feine Zerteilung der Vegetationsorgane, Warzen- (Papillen-) und Taschenbildung — alles gewiß phylogenetisch so zu deuten. Aber wir finden auch in der individuellen Entwicklung — und gerade besonders gegen Ende der Trockenzeit und bei verhältnismäßig ungünstigen Wachstumsbedingungen an meinen Standorten — anziehende weitere Beispiele. Sie sind kausal zu erfassen, zeigen vor allem die Einwirkung von Verletzungen mit den bezeichnenden Folgeerscheinungen. Aber gerade diese geben uns einen Hinweis auf die Entwicklung, die sich in der Formenreihe phylogenetisch abgespielt hat. So kann man sagen, daß die individuelle Entwicklung bei diesen Podostemonaceen ein Spiegel für die Phylogenie ist.

Dresden, Botan. Institut d. Techn. Hochschule, im Mai 1933.

Literatur.

- Engler, Podostemonaceae in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien, 2. Aufl., Bd. 18, S. 1ff. (Leipzig 1930).
 Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, II, 331ff. (Marburg 1891).
 Warming, Familien Podostemaceae, davon besonders: Abh. III (betr. Lophogyne und Mourera). Kgl. Vidensk. Selsk. Skrifter, naturv. og matemat. Afd. IV, 8 (Kopenhagen 1888) und dasselbe V (ebenda Afd. IX, 2 (1899)).
 Went, F. A. F. C., Sur la transformation du collenchyme en sclerenchyme chez les Podostemonacées. Rec. des trav. bot. néerland. XXI (1924).
 — Het melksap als bestanddeel van het celvocht. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam. Afd. Natuurk. 35, 214ff. (1926).

Erklärung von Tafel VIII.

- Fig. 1. Einmündung des Rio Guandú in den Rio Doce.
 Fig. 2 und 3. Standorte von Mourera aspera im Rio Guandú. Die aufrechten, aus dem Wasser ragenden Blüten- bzw. Fruchtstände sind zu erkennen. Die dunklen steilen Flächen auf Fig. 2 enthalten auf dem unteren Teil die Vegetation der Lophogyne-Arten. September 1929.
 Fig. 4. Vegetation von Lophogyne-Arten an steilem Felsen.

Botanische Mitteilungen aus den Tropen (VIII—XII).

Von **Wilhelm Troll** (Halle a. S.).

(Ergebnisse der Sunda-Expedition der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft
1929/30.)

Inhaltsübersicht¹⁾.

	Seite
VIII. Über <i>Acrostichum aureum</i> L., <i>Acrostichum speciosum</i> Willd. und neotene Formen des letzteren. Mit 13 Abbildungen im Text und Tafel IX—XI	301
IX. <i>Dryopteris sumatrana</i> v. A. v. R., ein neuer Schleimfarn aus dem ost-indischen Archipel. Mit 6 Abbildungen im Text	329
X. Eine neue <i>Schizaea</i> -Art der <i>Digitata</i> -Gruppe. Mit 6 Abbildungen im Text	338
XI. Fertilität auf dem Jugendstadium bei <i>Gleichenia vulcanica</i> Bl. Mit 4 Abbildungen im Text.	344
XII. <i>Camptostemon Schultzei</i> Mast. und <i>Camptostemon philippinensis</i> (Vid.) Becc. als neue Vertreter der austral-asiatischen Mangrovevegetation. Mit 6 Abbildungen im Text und Taf. XII	348

VIII. Über *Acrostichum aureum* L., *Acrostichum speciosum* Willd. und neotene Formen des letzteren.

Mit 13 Abbildungen im Text und Tafel IX—XI.

Einleitung.

Unter dem Namen „*Acrostichum aureum*“ führt Linné in seinen „*Species plantarum*“ (15, S. 1069) einen Farn auf, der schon von den Vätern der Botanik im 17. und am Beginn des 18. Jahrhunderts des öfteren genannt und unter anderem als „*Filix americana maxima aurea*“ (Bobart 1699 [5, S. 571]), „*Filix palustris aurea*“ (Plumier 1705 [16, S. 87]) oder „*Lonchitis palustris maxima*“ (Sloane 1707 [21, S. 76]) beschrieben wurde — alles Bezeichnungen, die auf die beiden hervorstechendsten Merkmale der Pflanze Bezug nehmen: die außerordentliche Größe ihrer hellgrünen Blätter und ihr Vorkommen in Sümpfen.

1) Bei der Ausarbeitung der Mitteilungen IX, X und XII wurde ich durch Herrn Gerhard Kerstan (Halle) unterstützt, der auch einen Teil der Abbildungen zeichnete und sich am Lesen der Korrekturen beteiligte.

Ursprünglich war *A. aureum* nur aus Westindien beschrieben. Jedoch ist schon Sloane die volksmedizinische Verwendung der Wurzeln bei den Malabaren und Javanen bekannt gewesen. Erwähnt wird das Vorkommen in Ostasien (Philippinen, Marianen) erstmals von Kaulfuß in seiner Aufzählung der von Chamisso auf seiner Weltreise gesammelten Farne (13, S. 65).

Schon vorher aber waren durch Willdenow (29, S. 117) von *A. aureum* andere, aus Ostindien stammende Funde abgetrennt und als *A. speciosum* bzw. *A. inaequale* bezeichnet worden. Außerdem hat etwa gleichzeitig R. Brown (6, S. 145) ein *A. fraxinifolium* aus Australien beschrieben, von dem er sagt: „Quam maxime affine *A. aureo*, diversum pinnis acutis, breviter acuminatis“. Die Brownsche Art ist zweifellos identisch mit *A. speciosum* Willd. und wird denn auch von Blume (4, S. 42) unter den Synonymen des letzteren aufgeführt.

Blume, der Willdenows neue Arten anerkennt, gibt auf Taf. 16 und 17 des Farnbandes seiner „*Flora Javae*“ (4) als erster bildliche Darstellungen, in denen die Unterschiede gut zum Ausdruck kommen. Immerhin aber sieht er sich zu der Bemerkung veranlaßt, daß „tam *A. inaequale* quam *A. speciosum* Willd. varietates potius *A. aurei* Linn., quam proprias esse species“. Er stützt sich dabei auf die damals vorhandenen Abbildungen von *A. aureum* und auf die Beobachtung von Kaulfuß, daß an ein und demselben Specimen Merkmale sowohl von *A. inaequale* wie von *A. speciosum* anzutreffen seien. „Nec minusquidem eadem et in speciminibus, in Zeylan a Koenig lectis, et in illis observavimus, quae Sieber e Jamaica nomine *A. aurei* Linn. misit. Etenim nullo plane modo ab illis archipelagi Indici discrepant. Quum itaque notis a divo Willdenow indicatis plantas illas at *A. aureo* vix ac ne vix quidem distinguere possis, varietates sunt putandae, licet cl. Kaulfuß in opere supra citato p. 68 (*Enumeratio Filicum*, Tr.) ut species proprias recenseat.“

Diese Ausführungen haben wohl spätere Autoren veranlaßt, die Willdenowsche Unterscheidung von *A. inaequale* und *A. speciosum* aufzugeben und beide Arten wieder bei *A. aureum* unterzubringen. So etwa Hooker, der von *A. aureum* sagt (12, S. 267): „Variable as the outline of the pinnae may be in size and form, there are unmistakable characters about this species; and if any of the above synonyms merits to be considered as distinct, it would be only just to add still more to the imaginary list of species.“ Hookers Beispiel haben sich später unter anderen Raciborski (17, S. 51) und van Alderwerelt van Rosenburgh (1, S. 730) angeschlossen. Raciborski hat sogar das auf den kleinen Antillen beheimatete *A. praestantissimum* (Bory) Mett. zu

A. aureum gezogen, welch letzteres, wie hier noch beiläufig bemerkt sein mag, identisch ist mit *Chrysodium vulgare* Fée und *Chrysodium aureum* Mett.

Der Zusammenziehung von *A. inaequale* und *A. aureum* unter dem Speciesnamen von *A. aureum* L. soll auch hier von vornherein zugestimmt werden. *A. speciosum* dagegen besitzt so viele eigentümliche Charaktere, daß seine Abtrennung als besondere Art nicht zu umgehen ist. Es handelt sich dabei hauptsächlich um Merkmale der Blattbildung. Aber auch in ökologischer Hinsicht weichen die beiden Arten voneinander ab und schließlich decken sich ihre Verbreitungsgebiete nur teilweise. Während nämlich *A. aureum* in den Tropen der alten und der neuen Welt in gleicher Weise vorkommt, ist *A. speciosum* nach unseren derzeitigen Kenntnissen auf das tropische Asien und Australien mit der dazwischen liegenden Inselwelt beschränkt.

Von besonderer Wichtigkeit für die Unterscheidung ist die Gestalt der Primärblätter, die für *A. speciosum* bisher noch unbekannt waren. Die Primärblätter von *A. aureum* hat Schumann (20, S. 210) geschildert, nachdem vorher schon van Alderwerelt van Rosenburgh (1, S. 730) mit folgenden Worten kurz auf sie hingewiesen hatte: „The young plants have the fronds simple or ternate, sterile.“ Die Pflanzen bringen darnach Sporen erst an den Folgeblättern hervor.

Bei *A. speciosum* dagegen gibt es auch neotene Formen, d. h. solche, die bereits auf dem Primärblattstadium fertil sind. Das von Rostenstock beschriebene *A. aureum* var. *corallina* gehört hierher, ferner eine von van Alderwerelt van Rosenburgh zu *Leptochilus* gestellte Pflanze (*L. Raapii* n. spec.), die als fertile Jugendform allerdings stark vom Typ des *A. speciosum* abweicht und solange unverständlich bleiben mußte, als dessen Primärblätter nicht bekannt waren.

Diese neotenen Formen werden im III. Abschnitt der vorliegenden Studie behandelt werden. Der I. und II. Abschnitt befaßt sich mit der Unterscheidung von *A. aureum* und *speciosum* und versucht zu zeigen, daß auch in jenen Fällen, wo man glauben könnte Mittelbildungen zwischen beiden Arten vor sich zu haben, die spezifischen Unterschiede nur scheinbar überbrückt sind.

I. *Acrostichum aureum* L.

Schon Sloane (21, S. 75) hat beobachtet, daß das Vorkommen von *A. aureum* auf die unter dem Einfluß der Gezeiten stehenden Küstensümpfe beschränkt ist. Es handelt sich also um einen Halophyten, dessen Verbreitung sich in großen Zügen mit dem von Man-

groven eingenommenen Areal deckt. Das schließt freilich ein gelegentliches Vorkommen im Süßwasser nicht aus. Wird der Farn doch auch in unseren Gewächshäusern als Süßwasserpflanze gezogen. Bei Negombo (Ceylon), wo er massenhaft am Rand der Lagune auftritt, dringt er weit in die Reisfelder vor und wächst dort zusammen mit *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn. besonders am Rande von Gräben, in denen unter anderem auch Wasserutrikularien sich finden¹⁾. Im Osten Sumatras sah ich ihn an den Flüssen Ular und Serdang weitab von der Küste zusammen mit *Diplazium esculentum* (Retz.) Sw. und er soll daselbst nach Mitteilung von Herrn J. A. Lörzing in Medan noch 200 km landeinwärts anzutreffen sein²⁾. Wie viele Halophyten gedeiht er ferner an Mineralthermen, z. B. auf Java, worüber man die Angaben von Raciborski (17, S. 51) vergleiche.

Der Mangrovevegetation ordnet sich *A. aureum* in ähnlicher Weise wie die Nipapalme ein, d. h. man begegnet dem Farn hauptsächlich in der Niparegion, also im Hintergrund des Mangroveareals, wo er mit Vorliebe entlang den Flußufern und überhaupt an freien Stellen vorkommt, die ihm gestatten, seine hohen Lichtansprüche zu befriedigen. Im Schatten bleibt er meinen vielfachen Beobachtungen zufolge stets steril.

Aus dem hohen Lichtbedürfnis der Pflanze erklärt sich auch ihr oft massenweises Auftreten auf Mangroveschlägen, für welche die *Acrostichum*-Dickichte außerordentlich bezeichnend sind. Taf. IX A und B zeigen Bilder, auf denen *A. aureum* mit zwei anderen derartigen Schlagpflanzen, *Pluchea indica* (L.) Less. (Compositae) und der *Cyperacee* *Fimbristylis ferruginea* Vahl, zu sehen ist. Die hohen, über 3 m langen und stets steil aufgerichteten fertilen Blätter des Farns überragen weit alles andere Gebüsch, während die sterilen Blätter, die minder lang werden, zur Seite gekrümmt sind. Wahrscheinlich ist für diese verschiedene Orientierung der fertilen und sterilen Blattorgane ihr verschiedenes Verhalten zur Schwerkraft verantwortlich zu machen. Sehen wir ja auch sonst, z. B. bei *Blechnum Spicant* (L.) Sm., daß die fertilen Blätter steil aufgerichtet sind gegenüber den kürzeren unfruchtbaren, die sich nur wenig vom Boden erheben. Bei *Aneimia*-Arten sind es

1) Vgl. auch die Angaben von Tansley und Fritsch (23, S. 44), nach denen die Pflanze auf Ceylon „is found high up the rivers where the water is scarcely salt, in association with tall fresh water riverside herbaceous plants“. Sie bezeichnen deshalb *A. aureum* als Semihalophyten.

2) Über weitere derartige Angaben vgl. van Steenis (22, S. 262). Auch das gelegentliche epiphytische Vorkommen von *A. aureum* (z. B. zusammen mit *Polypodium quercifolium* L., Insel Siberut 1929) sei hier erwähnt.

die fertilen Blattfiedern, die zum Unterschied von den sterilen nach Art der sporangientragenden Blattabschnitte von *Ophioglossum* über die Blattfläche aufragen und meist so genau vertikal stehen, daß sie diese Orientierung nur dem richtenden Einfluß der Schwerkraft verdanken können.

Der Gesamtaufbau der Pflanze und ihre anatomischen Eigentümlichkeiten wurden bereits von Schumann (20, S. 208) eingehend beschrieben. Hier kommt es nur darauf an, jene Merkmale hervorzuheben, in denen sich *A. aureum* von *A. speciosum* unterscheidet.

Die Blätter von *A. aureum* sind einfach gefiedert und die Fiedern, der Größe des ganzen Blattes entsprechend, an der Rhachis in großer Zahl vorhanden und alternierend gestellt. An den Sporenblättern sind die oberen Fiedern fertil, jedoch reicht die fertile Zone häufig bis zur halben Höhe des Blattes herab.

Die Orientierung der Fiedern ist bei Licht- und Schattenformen verschieden. Bei ersteren neigen sie auf der Oberseite des Blattes unter spitzem Winkel zusammen und sind mehr oder minder steil aufgerichtet (Taf. IX A und B). An Schattenpflanzen dagegen sind sie, wie das auch bei anderen Farnen (z. B. *Aspidium cucullatum* Bl.) zu beobachten ist, in einer Ebene ausgebreitet.

Im unteren Teil der Blätter, der bei flüchtiger Betrachtung wie ein Stiel sich ausnimmt, finden sich in regelmäßigen Abständen Rudimentärfiedern, die man bislang bei diesem Farn, trotzdem sie hier wegen der Größe der Blätter verhältnismäßig auffallend sind, übersehen zu haben scheint. Es handelt sich, wie bei ähnlichen Organen anderer Farne, um Hemmungsbildungen von Laubfiedern; das beweisen die Zwischenformen, die sich an der Grenze der Laub- und Rudimentärfiederzone der Blätter häufig finden.

Die Rudimentärfiedern sind ähnlich wie bei *Blechnum orientale* L., für das sie in der fünften dieser „Mitteilungen“ (26, S. 383) geschildert wurden, asymmetrisch gebaut, insofern als ihre akroskope Hälfte stärker entwickelt ist und einen schmalen Laminarsaum ausbildet, der in der basikopen Hälfte fehlt. Er vertrocknet später und fällt ab, so daß nur die verdickte und verhärtete Mittelrippe stehen bleibt, in welche der kurze Stiel der Fieder ausläuft. Aus der Rudimentärfieder ist dann ein geschwärzter dornartiger Anhang geworden.

In der Jugend haben diese Rudimentärfiedern offenbar wie anderwärts die Bedeutung von Sekretionsorganen. Flüssigkeitsausscheidung selbst habe ich zwar nicht beobachtet, dagegen findet man sehr häufig gerade an den Rudimentärfiedern junger Blätter von *A. aureum* Ameisen,

was auf die Ausscheidung süßer, wenn auch nur schwach zuckerhaltiger Säfte hinweisen dürfte. Rudimentärfiedern werden vielfach schon an jungen Pflanzen gebildet, sobald diese nach den ungeteilten bzw. zweiteiligen ternate Primärblätter entwickeln und eine Länge von etwa 30 cm erreicht haben.

Was die Laubfiedern von *A. aureum* anlangt, so ist zunächst ihre bedeutende Größe zu erwähnen. Eine sterile Fieder aus dem Mittelteil eines gut entwickelten Blattes maß in einem keineswegs extremen Fall 47 cm Länge und 5,5 cm Breite. Die fertilen Fiedern sind meist beträchtlich kürzer und auch etwas schmaler, z. B. maß am selben Blatt die unterste fertile Fieder 25,3 cm Länge und 4,5 cm Breite. An Schattenpflanzen sind die Ausmaße der Fiedern beträchtlich vergrößert, man trifft solche von 67 cm Länge bei einer Breite von 8,5 cm.

Die Fiedern sind gestielt, doch mißt ihr Stiel nie mehr als 2 cm. Die Endfiedern und die ihr benachbarten Seitenfiedern sind entweder gar nicht oder bedeutend kürzer gestielt; es kommt auch häufig vor,

daß die Fiederspreite an der Rhachis sich herabzieht, wie wir das besonders für die Primärblätter zu schildern haben werden.

Von Wichtigkeit ist die Gestaltung der Fiederbasis und des Fiederendes. Erstere ist sehr häufig asymmetrisch ausgebildet in der Weise, daß die basiskope Hälfte der Fiederspreite weiter am Stiel sich herabzieht als die akroskope Hälfte. Dieses Merkmal, das anscheinend an asiatischen Pflanzen häufiger auftritt als an amerikanischen, hat Willdenow zur



Fig. 1. *Acrostichum aureum*. I junge Pflanze mit einfachen Primärblättern, II späteres Primärblatt.
I etwa $\frac{1}{2}$, II $\frac{1}{6}$ nat. Gr.

Aufstellung seines *A. inaequale* bewogen, in dessen Diagnose es heißt: „pinnis . . . basi valde inaequalibus cuneatis“, während für *A. aureum*

angegeben wird „basi cuneatis aequalibus“. Es handelt sich aber keineswegs um ein konstantes Merkmal und wir werden sehen, daß auch bei *A. speciosum* sowohl *pinnae aequales* wie *pinnae inaequales* vorkommen.

A. aureum und *A. inaequale* sollen sich nach Willdenow ferner durch die Form des Fiederendes unterscheiden. Von letzterem heißt es: „pinnis . . . omnibus obtusis mucronatis“ — eine Beschreibung, die Blume in seiner „*Flora Javæ*“ durch eine gute Abbildung erläutert, in der auch die Ausrandung, in welcher der „mucro“ des Fiederendes gewöhnlich sitzt, deutlich zum Ausdruck kommt. Das nach Willdenows Auffassung auf Amerika beschränkte *A. aureum* soll demgegenüber ausgestattet sein mit „pinnis . . . omnibus acuminatis“.

In der Tat scheinen die amerikanischen Funde besonders häufig Fiedern zu besitzen, die, wenn sie auch nicht zugespitzt sind, so doch nach dem Ende hin sich verjüngen, jedenfalls keine Ausrandung und keinen besonderen „mucro“ zeigen. Schon Langsdorff und Fischer (14) haben derartige Blätter unter dem Namen „*Acrostichum danaeae-folium*“ beschrieben und abgebildet (a. a. O., Taf. 1). Plumier (16, S. 87 und Taf. 104) aber sagt von seinen auf Jamaika gesammelten Pflanzen, sie besäßen Fiedern „*obtusa equidem, sed brevi veluti mucrone acuminata*“.

Auf der anderen Seite sind auch aus Asien Formen mit stumpfen oder leicht zugespitzten Fiedern bekannt geworden. Ich selbst habe solche auf Ceylon gesammelt und schon Kaulfuß (13, S. 65) sagt von dem Philippinenmaterial Chamisso: „In uno eodemque specimine observavi pinnas steriles obtusas, acuminatas, obcordatas et breviter mucronatas.“ Die von Willdenow als spezifisch angesehenen Unterschiede zwischen den amerikanischen *aureum*-Pflanzen und dem asiatischen „*A. inaequale*“ sind in Wirklichkeit also nicht vorhanden, zumal nach Plumiers und anderer Abbildungen erstere auch asymmetrische Beschaffenheit der Fiederbasis zeigen können.

Die verschiedene Gestalt der Fiederenden von *A. aureum* wird verständlicher, wenn wir nunmehr dazu übergehen, die Primärblätter der Pflanze uns anzusehen.

Die allerersten Blätter, die an den Keimpflanzen auftreten, können wir hier übergehen, da sie bei den beiden, hier allein interessierenden Arten gleichgestaltet sind. Von den folgenden sagt E. Schumann: „Etwa das fünfte oder sechste Blatt ist länglich und vorn zugespitzt, und zeigt eine leichte Einrollung; mit zunehmendem Spitzenwachstum wird die Einrollung immer beträchtlicher. Nachdem etwa drei zu-

gespitzte, ungefiederte Blätter entstanden sind, beginnt die Fiederung, die sich zuerst meist durch einen tiefen einseitigen Einschnitt des Blattes kenntlich macht; der so abgetrennte Lappen ist von einer Ader durchzogen, die ihn in eine kleinere akroskope und eine größere basiskepe Hälfte teilt. Das nächste Blatt ist auf beiden Seiten eingeschnitten, so daß es dreiteilig erscheint; die Fiederung schreitet bei den folgenden Blättern weiter fort; dabei gleicht sich die Verschiedenheit in der Größe der akro- und basiskopen Blatthälften immer mehr aus, die Fiederblätter laufen nicht mehr an der Ader

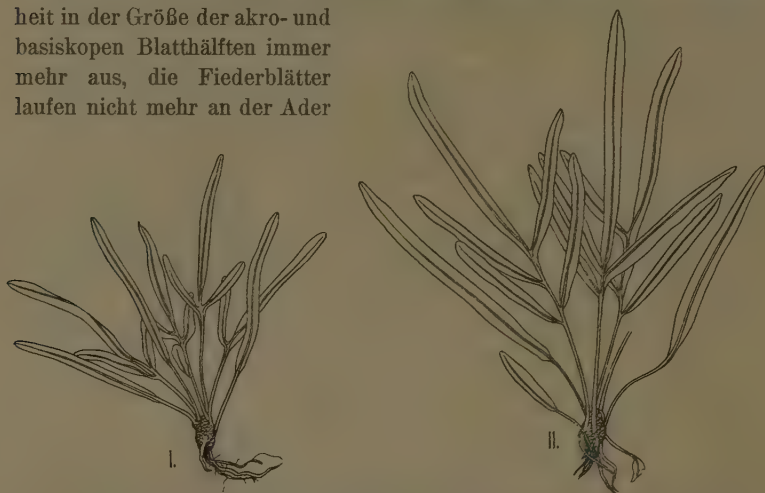


Fig. 2. *Acrostichum aureum*. junge Pflanzen mit einfachen und bereits gefiederten Primärblättern. $\frac{1}{6}$ nat Gr.

herab bis zum Blattstiel, sondern haben selbständige Stiele“ (20, S. 210f.). Zur Erläuterung dieser Darstellung mögen die Figg. 1 und 2 dienen. Uns kommt es vor allem auf die Beachtung der Spreitengestalt der frühen, einfachen Primärblätter an. Obzwar an Basis und Spitze verschmälert, laufen sie doch nicht spitz zu, sondern enden in einer deutlichen Rundung. Ihre Breite, die an Exemplaren verschiedener Stärke innerhalb nicht sehr weiter Grenzen schwankt, ist mit 3 cm maximal angegeben, in den meisten Fällen beträgt sie ungefähr 1,5 cm.

Mit der Gestalt der Spreiten der einfachen Primärblätter stimmt im wesentlichen die Umrißform der Segmente der gefiederten Primärblätter überein (Fig. 2).

Auch die Folgeblätter zeigen, so lange sie noch nicht ausgewachsen sind, durchweg eine ähnliche Gestalt des Fiederendes (Fig. 3, VII). Die Fiederspitzen bleiben aber zuletzt im Wachstum zurück,

während die Seitenteile sich noch weiter vergrößern, d. h. über die Spitze vorwachsen. So kommen die ausgerandeten Fiedern zustande, in deren Endausbuchtung die eigentliche Spitze als „mucro“ sitzt (Fig. 3, I und II). Weniger ausgesprochen ist diese Gestaltung an den Enden der fertilen Fiedern (Fig. 3, III).

Der geschilderte Entwicklungsvorgang kann aber auch ganz oder teilweise unterbleiben und das Fiederende in der Gestalt, in welcher

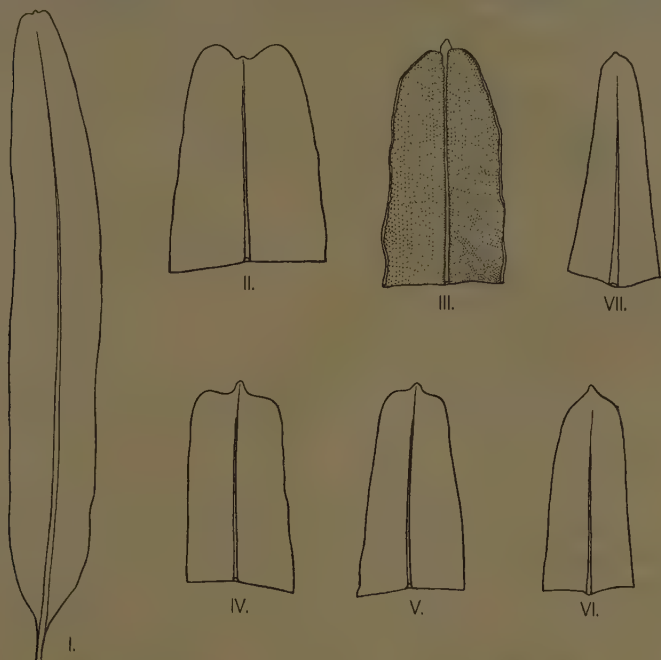


Fig. 3. *Acrostichum aureum*. I Laubfieder total; II Ende einer solchen; III Ende einer fertilen Fieder von der Unterseite; IV—VI abweichende Gestaltung des Fiederendes; VII Ende einer noch nicht voll entwickelten Laubfieder. I $\frac{1}{4}$, II—IV $\frac{1}{2}$ nat. Gr., VII nat. Gr.

es sich anfänglich darbietet (Fig. 3, VII), auswachsen. Wir erhalten dann die Formen des Fiederendes in Fig. 3, IV—VI. In diesem Falle gleicht die Entwicklung der Fieder derjenigen an den Primär- und Übergangsblättern, und sie erklärt sich auch daraus, daß Gestaltungsmerkmale der Jugendform auch an der Folgeform beibehalten werden. Die in den Gewächshäusern gezogenen Exemplare von *A. aureum* kommen fast nie dazu, ausgerandete Fiedern zu bilden, und werden

schon auf einem Entwicklungsstadium fertil, das in der Natur nur ein Übergangsstadium von der Primär- zur Folgeform darstellt.

Auch diese nicht ausgerandeten Fiedern von *A. aureum* sind aber stets stumpf und unterscheiden sich darin stark von den Laubfiedern des *A. speciosum*, von denen weiterhin zu erwähnen sein wird, daß sie in eine verlängerte Spitze ausgezogen sind.

Wichtig ist noch die Erwähnung der ansehnlichen Schuppen, mit denen namentlich das Ende des kurzen, aber dicken und aufrechten Stammes besetzt ist. Sie hüllen die jungen Blätter dicht ein und finden sich auch an der Basis der Blattstiele. Nach Schumann (20, S. 211) sind sie bloß bis 2 cm lang. Wahrscheinlich lagen der Verfasserin nur jüngere Pflanzen vor. An älteren Exemplaren nämlich haben die Schuppen eine Länge von $4-4\frac{1}{2}$ cm bei einer maximalen Breite von 1,8 cm. Es handelt sich also um sehr ansehnliche Anhangsgebilde. Sie bestehen aus einem mittleren, stark gebräunten Teil, der von einem häutigen, am Rande zerfransten Saum umgeben ist (Fig. 4, I). Letzterer ist einschichtig. Im mittleren Teil dagegen sind die Schuppen fast ihrer ganzen Länge nach mehr-, und zwar 4–7schichtig. Auch darin weichen Schumanns Angaben von meinen Wahrnehmungen ab. Nach ihr sollen die Schuppen „nur an der Basis mehrschichtig“ sein, was ebenfalls nur für jüngere Pflanzen zutrifft, an denen sowohl der Stamm wie Blätter und Schuppen noch nicht ihre volle Größe erreicht haben.

Wie der Querschnitt Fig. 4 II zeigt, unterscheiden sich die Innenzellen der Schuppen von den beiden äußersten Zellagen nicht nur durch ihre bedeutendere Größe, sondern auch durch ihre stärkere Wandverdickung. Das Zellumen ist zugunsten der Verdickung der Innen- und Seitenwände fast gänzlich unterdrückt und die Membran stark gebräunt.

II. *Acrostichum speciosum* Willd.

Während *A. aureum* pantropische Verbreitung aufweist, ist *A. speciosum* allem Anschein nach nur in Ost- und Südasiens sowie im tropischen Australien zuhause, wo es allerdings gebietsweise ganz an die Stelle von *A. aureum* tritt. Wenigstens habe ich weder auf den Molukken (Ambon, Saparua, Serang) noch auf den Kei- und Aru-Inseln irgendwo *A. aureum* gesehen, sondern überall nur das *A. speciosum*, trotzdem gerade auch dort vorzugsweise die Küstenzonen und in diesen namentlich die Mangrovegebiete besucht wurden.

Für den beträchtlichen Unterschied zwischen den beiden Arten spricht unter anderem auch der Umstand, daß sie auf der Halbinsel Malakka sogar von den Malayen als *piai raya* (*A. aureum*) und *piai lasa* (*A. speciosum*) auseinandergehalten werden. Mit Recht wundert sich deshalb Watson, dessen Schilderung der „Mangrove Forests of the Malay peninsula“ (28, S. 152) diese Angabe entnommen ist, darüber, daß, „though the differences between the two are unmistakable, they are said to have no botanical significance“. Übrigens werden die

jungen Blätter von *A. speciosum* im Osten des Archipels von den Eingeborenen auch als Gemüse gegessen.

Was die ökologischen Ansprüche der Pflanze anlangt, so sei zunächst eine Beobachtung Watsons (28, S. 157) referiert, der schreibt: "The smaller form (gemeint ist *A. speciosum*, Tr.) is commonest where there are plenty of prawn heaps on which it can grow above the reach of the medium high tides. It is not, however, killed by frequent inundation by salt water, and it is often found in wet areas, even under comparatively dense shade." Es ist, gerade gegenüber dem lichtbedürftigen *A. aureum*, von dem schon zu erwähnen war, daß es im Schatten überhaupt steril bleibt, ein auffallender Zug von *A. speciosum* auch im Schatten üppig zu wachsen und fertile Blätter hervorzubringen. Besonders in Beständen von *Bruguiera gymnorhiza* und den anderen

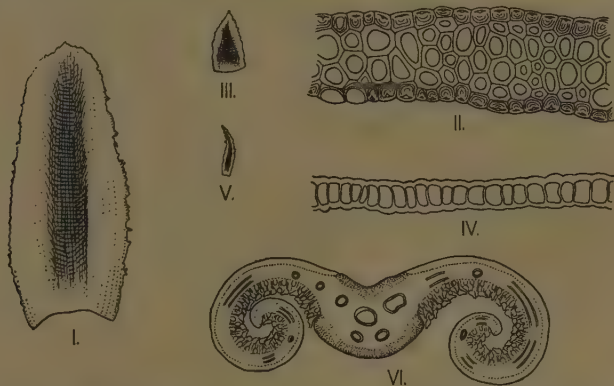


Fig. 4. I, II *Acrostichum aureum*, Rhizomschuppe in der Aufsicht und im Querschnitt; III, IV *Acrostichum speciosum*, Rhizomschuppe in der Aufsicht und im Querschnitt; V *Acrostichum speciosum*, Rhizomschuppe einer jungen Pflanze; VI *Acrostichum speciosum*, Querschnitt durch eine in Knospenlage befindliche fertile Fieder (Sklerenchymgewebe auf der Ober- und Unterseite der Fiederrippe punktiert. I, III und V etwa nat. Gr., II, IV und VI vergr.

Arten dieser Gattung trifft man es oft bestandbildend an (Taf. X A). Freilich ist zu betonen, daß sein Wuchs im Lichte bedeutend üppiger ist, wie denn auch Watson hervorhebt, daß es auf Mangroveschlägen geradezu eine Gefährdung für die natürliche Verjüngung des Waldbestandes bedeutet. "The danger lies in its sudden exposure to light before regeneration has been accomplished, for its growth is thereby stimulated to an extent that makes it impossible for drifting seed to penetrate it" (a. a. O., S. 157). In großem Ausmaß sah ich *A. speciosum* in der Umgebung von Dobo (Aru-Inseln) unbeschattete, nur von niederem Mangrovebüsch schütter bewachsene Lagunen besiedeln (Taf. X B).

Sehr charakteristisch ist für die Art das Vorkommen auf den oft massenhaft an den trockeneren Stellen der Mangrovegebiete der großen Sunda-Inseln anzutreffenden Bauten eines Krebses, der schon an anderer Stelle (25, S. 373) erwähnten *Thalassina anomala* Herbst. Diese Tatsache ist auch Watson aufgefallen, denn zweifellos sind mit den „prawn-heaps“ in oben zitierter Bemerkung diese Krebsbauten gemeint,

die auch auf Sumatra vielerorts ein auffallend bevorzugter Standort von *A. speciosum* sind, wozu man Taf. XI A vergleiche. Eine ganz ähnliche Abbildung findet sich bei Verwey (27, Taf. XIII), der dazu S. 195 schreibt: „Fast stets tragen diese alten Hügel Farnpflanzen, und zwar *Acrostichum aureum*“. Es handelt sich aber, wie aus der Figur einwandfrei entnommen werden kann, um *A. speciosum*, das somit auch auf Java diesen Standort häufig wählt.

Mit dem Vorkommen des Farnes auf diesen Krebsbauten, die auch bei den höchsten Fluten über den Wasserspiegel aufragen, scheint mir sein gelegentliches Auftreten an Felsküsten ökologisch identisch zu sein. Namentlich im Westen Sumatras sowie auf den Molukken und Aru-Inseln begegnete er mir an solchen Stellen, die von *A. aureum* unter allen Umständen gemieden werden. Meine Notizen darüber lauten

für die genannten Gebiete fast identisch. „An Felsküste unmittelbar über der Spritzzone *Acrostichum speciosum*, gut entwickelt und sporentragend“ (Pulu Pisang, Sumatras Westküste, 25. Mai 1929). „Auf Felsgrund an der Grenze der Spritzzone in der Barringtonia-Formation *Acrostichum speciosum*, auch fruktifizierend“ (Nusa Lain, Ambon, 13. Juli 1929). „Bei Pono an felsigem, beschattetem Strand über der Spritzzone *Acrostichum speciosum*“ und bei Waikua „am schattigen Felsufer *Acrostichum speciosum* und darüber Andeutung von Barringtonia-Formation“ (Aru-Inseln, 9. bzw. 15. Okt. 1929). Ebenso wie auf den Krebsbauten wächst die Pflanze hier also über dem

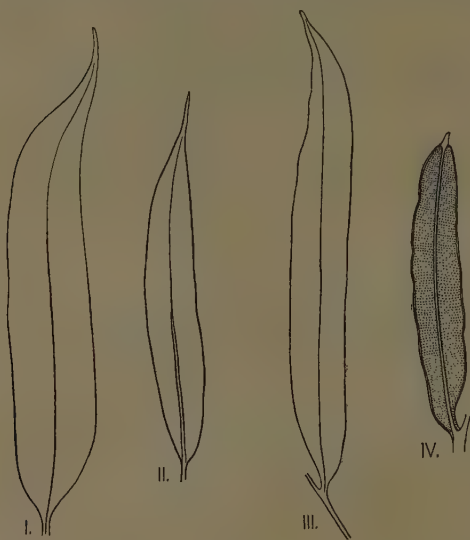


Fig. 5. *Acrostichum speciosum*. I—III sterile Blättfiedern; IV fertile Fieder von der Unterseite.

I—III $\frac{1}{4}$, IV $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

Flutwasserspiegel bzw. unmittelbar an der Grenze der Gezeitenzone, d. h. in einem Streifen, der nicht mehr der Mangrovevegetation (wo eine solche vorhanden ist), aber auch noch nicht der Barringtonia-Formation angehört. Wir schließen daraus auf geringere Ansprüche an Bodenfeuchtigkeit, als sie *A. aureum* stellt.

Dem Habitus nach ist *A. speciosum* gegenüber *A. aureum* eine bedeutend kleinere Pflanze, was vor allem darin zum Ausdruck kommt, daß die Blätter kaum je über 75 cm lang werden, während sie bei *A. aureum* an älteren Pflanzen über 3 m Länge erreichen. Entsprechend schwächer ist auch die Rhachis des Blattes. Die Rhizomschuppen, bei

A. aureum bis 4,5 cm lang, messen hier nur bis zu 0,8 cm Länge bei einer Breite von 0,35 cm und sind vor allem ihrer ganzen Ausdehnung nach nur einschichtig (Fig. 4, IV). Auch hier wird der dunkel gebräunte Mittelteil umgeben von einem helleren häutigen Saum (Fig. 5, III). Die Rhizomschuppen junger Pflanzen stehen an Länge denen älterer nicht nach, jedoch sind sie mit 1,2—1,5 mm Breite bedeutend schmaler als die späteren. Es kommt dies in ihrer lanzettlich-zugespitzten Gestalt zum Ausdruck (Fig. 4, V).

Die Laubblätter von *A. speciosum* sind, wie bei *A. aureum*, einfach gefiedert, nur ist die Zahl der Laubfiedern eine weit geringere. Bei *A. aureum* sind es an den Blättern älterer, bereits fertiler Pflanzen 30 und mehr, bei *A. speciosum* zählte ich im Höchstfall 15, meist sind es weniger (9—10). Im Schatten pflegen sie alle in annähernd einer Ebene ausgebreitet zu sein, während sie an offenen Standorten mehr oder minder stark aufgebogen sind und nach der Oberseite etwas zusammenneigen — also ein Verhalten zeigen, wie es ähnlich für *A. aureum* zu erwähnen war. Jedoch ist diesem gegenüber die Rhachis stets gerade, so daß die Blätter steil aufgerichtet sind.

Unterhalb der Laubfiedern finden sich fast stets einige Rudimentärfiedern. Es gehört somit auch hier der wie ein Stiel erscheinende Teil des Blattes noch zur Spreite. Die Rudimentärfiedern sind aber nur selten gleichmäßig über diesen „Stiel“ verteilt, sondern gewöhnlich zu 2—3 am Blattgrund zusammengedrückt. Wir können vergleichsweise auch sagen, die basalen „Internodien“ der Rhachis bleiben gestaucht. Auf den gestauchten Abschnitt folgt dann ein sehr langes „Internodium“, das von der untersten Laubfieder begrenzt wird.

Die Gestalt der Laubfiedern bietet besonders auffallende Unterschiede gegenüber *A. aureum* dar. Sie sind zwar, wie bei diesem, kurz gestielt und nicht selten an der Basis „inaequal“; im übrigen aber verjüngen sie sich nach dem Ende allmählich, um in eine deutlich verlängerte Spitze auszulaufen (Fig. 5, I—III). Niemals habe ich stumpf zulaufende oder gar ausgerandete Laubfiedern beobachtet, wie sie bei *A. aureum* die Regel sind. Natürlich sind auch die Fiederausmaße geringere. An stärkeren Blättern fand ich im Durchschnitt 23,5 cm Länge und 2,2 cm Breite (in der Mitte) für die sterilen, 17,2 cm Länge und 2,2 cm Breite für die fertilen Fiedern¹⁾. Letztere weichen von den sterilen auch durch die Gestaltung ihres Endes ab, das ziemlich plötzlich in eine kurze dornartige Spitze verschmälert ist, in welche der Mittelnerv der Fieder ausläuft (Fig. 5, IV).

1) Zum Vergleich mit *A. aureum* bediene man sich der Angaben auf S. 306!

Die Zahl der fertilen Fiedern, die immer auf die Spitze des Blattes beschränkt sind, ist natürlich großen Schwankungen unterworfen. An einem Blatte mit insgesamt 15 Fiedern waren 5, an einem anderen mit 9 Fiedern 2 fertil. Das ist das durchschnittliche Verhalten. Es kommen aber auch bis zu 11 fertile Fiedern vor.

Ein recht auffallender Unterschied zu *A. aureum* ist in der Knospenlage und Entfaltung der fertilen Fiedern gegeben, insofern nämlich, als deren



Fig. 6. *Acrostichum speciosum*. I Ende eines Blattes mit drei in Knospenlage befindlichen fertilen Fiedern; II einzelne fertile Fiedern in Knospenlage; III teilweise fertile Fiedern mit fertilem Ende in Knospenlage; IV fertile Fiedern in Entfaltung begriffen. $\frac{1}{2}$ nat. Gr. (M. Zahn delin).

Ränder in der Jugend bis zur Mittelrippe eingerollt sind (Fig. 6, I, II). An der nur im oberen Teil fertilen Fiedern in Fig. 6, III und dem Querschnitt Fig. 4, VI kommt dies deutlich zum Ausdruck. Bei der Entfaltung (Fig. 6, IV) breiten sich die Fiederränder sodann flach aus und zeigen auf ihrer Unterseite den braunen Sporangien-Paraphysen-Filz, der von der Mittelrippe bis nahe an den Rand reicht. Ein schmaler Randsaum bleibt frei von Sporangien und Paraphysen.

Unter der Bezeichnung „*Acrostichum aureum* var. *attenuatum*“ hat van Alderwerelt van Rosenburgh (3, S.9) eine Pflanze beschrieben, die er folgendermaßen charakterisiert: „Fertile pinnae contracted, narrow-linear. Both barren and fertile segments resembling those of *Leptochilus Raapii*, v. A. v. R., but longer, and narrowed gra-

dually towards both ends“¹⁾. *Leptochilus Raapii* ist, wie im III. Abschnitt zu zeigen sein wird, nichts anderes als eine neotene Form von *Acrostichum speciosum*, das ja van Alderwerelt van Rosenburgh nicht von *A. aureum* abgrenzt. Die beschriebene Varietät gleicht also *A. speciosum* und gehört zweifellos auch zu dieser Art, zumal angegeben wird, die Fiedern seien länger als bei dem (eine Jugendform

1) Die Pflanze wurde auf den Karimon Djawa-Inseln von Koorders gesammelt.

darstellenden) „*Leptochilus Raapii*“ und nach beiden Enden hin verschmälert — gerade Kennzeichen, in denen sich die Folgeblattfiedern des *A. speciosum* von denen der Primärblätter unterscheiden. Die Frage ist also nur, ob es sich um den Typus von *A. speciosum* oder um eine besondere Varietät mit verschmälerten fertilen Fiedern handelt. Es erscheint mir jedenfalls nicht ausgeschlossen, daß nur ein Beobachtungsfehler vorliegt und das Specimen nicht verschmälerte, sondern



Fig. 7. *Acrostichum speciosum*, junge Pflanzen. I mit einfachen Primärblättern, II mit einfachen (B_1 — B_3), binaten (B_4) und ternaten (B_5) Primärblättern. Etwa $\frac{1}{4}$ nat. Gr.

junge, noch mit eingerollten Rändern versehene und daher schmal erscheinende Fiedern besitzt¹⁾).

Schon auf dem Jugendstadium treten die Unterschiede zwischen beiden Farnen in Erscheinung, indem *A. speciosum* einen von *A. aureum* deutlich abweichenden Habitus besitzt (Taf. XI B). Das führt uns auf die Betrachtung der Primärblätter. Die ersten Blattorgane der Keimpflanze von *A. speciosum* gleichen ganz denen von *A. aureum*. Wie bei diesem stellen sich bald solche ein, die in Stiel und Spreite gegliedert sind. Anfänglich sind nur einfache Primärblätter vorhanden

1) Vgl. dazu den Nachtrag S. 325!

(Fig. 7, I). Nach und nach folgen ihnen gefiederte Formen. Zunächst wird an der Basis der Spreite nur ein Segment abgeschnitten, d. h. die Spreite gabelt sich in einen stärkeren und schwächeren Ast. Dann erscheinen ternate Primärblätter (Fig. 7, II) und nach diesen wiederum treten alle Übergänge zu den Folgeformen hervor (Fig. 8).

Die Primärblätter besitzen alle längere Stiele. An dem einfachen Primärblatt B_3 in Fig. 7 maß der Stiel 12 cm, an dem zweiteiligen Blatt (B_4) 15 cm und an dem ternaten Blatt (B_5) 16 cm. Er kann

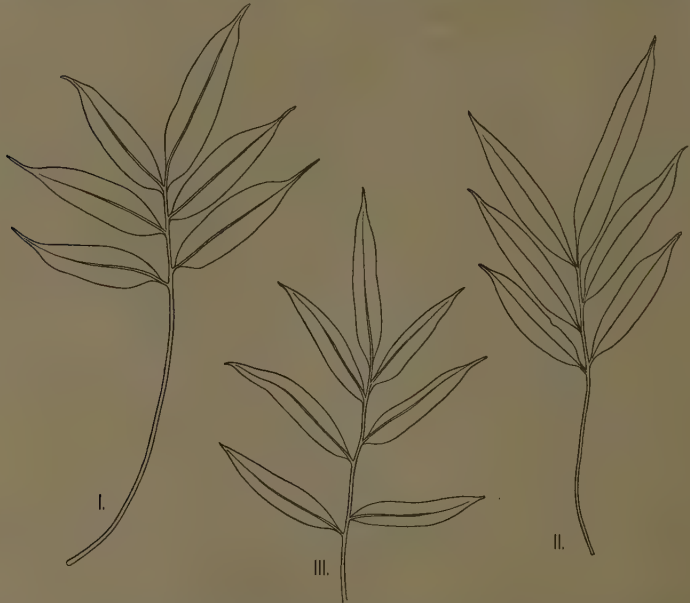


Fig. 8. *Acrostichum speciosum*. Spätere Primärblätter, die Übergänge zu Folgeblättern darstellen. $\frac{1}{5}$ nat. Gr.

an ternaten Blättern aber auch 20—30 cm Länge erreichen — Ausmaße, die er an den folgenden, 5—7 teiligen Primärblättern, fast stets besitzt. Die Stiele, die nur an der Basis mit Schuppen besetzt, sonst nackt sind, sind kräftig, gerade und aufgerichtet.

Die Spreite der ungeteilten Primärblätter ist ganzrandig, 10—21 cm lang und 3—4 cm breit. Sie hat eine charakteristische eiförmig-verlängerte Gestalt, d. h. sie ist an der Basis abgerundet und läuft unter allmählicher Verschmälerung oben in ein zugespitztes Ende aus. Schmalere Formen haben eine mehr breit-keilförmige Spreitenbasis.

An den ternaten Blättern fällt häufig auf, daß die Endfieder größer ist als die beiden Seitenfiedern. Der Unterschied kann aber bis zur Unkenntlichkeit verringert sein. Die Gestalt der Fiedern gleicht in großen Zügen der Spreitenform der einfachen Primärblätter, nur sind sie schmaler als diese, weshalb auch ihre Basis nur unbeträchtlich gerundet oder einfach keilförmig zusammengezogen ist. Die durchschnittliche Länge der Seitenfiedern beträgt 9—10 cm, ihre Breite 1,5—2 cm.

Für die späteren Primärblätter gilt, daß sie Übergangsbildungen zu den eigentlichen Folgeblättern darstellen, deren Merkmale sich an ihnen bald deutlicher bald schwächer melden.

Beachtung verdient auch die Nervatur der Blattfiedern. Sie ist bei *A. aureum* in hohem Maße charakteristisch dadurch, daß wohl ein die Fieder der Länge nach durchziehender Hauptnerv vorhanden ist, aber eine Differenzierung oder Abstufung von dessen Seitennerven fehlt, d. h. die vom Hauptnerven abzweigenden Seitennerven sind alle von annähernd gleicher Stärke. Seitennerven 1. Ordnung, 2. Ordnung usw. lassen sich nicht unterscheiden. Durch zahlreiche Anastomosen zwischen den Nerven entstehen 4—6seitige, meist in Richtung auf den Fiederrand hin gestreckte Interkostalfelder, die distalwärts an Ausdehnung abnehmen. Die Länge der größten, dem Mittelnerven der Fieder benachbarten Interkostalfelder beträgt an kräftigen Blättern im Durchschnitt 3,3 mm, ihre Breite 0,6 mm.

Die Fiedernervatur von *A. speciosum* ist derjenigen von *A. aureum* im allgemeinen sehr ähnlich. Bei genauerem Zusehen jedoch ergeben sich konstante Unterschiede in den Ausmaßen der Interkostalfelder, die vor allem weniger gestreckt und etwas breiter sind als bei *A. aureum*. Sie zeigen entlang dem Fiedermittelnerven, wo sie wie bei *A. aureum* am größten sind, eine durchschnittliche Länge von 2,4 mm bei einer Breite von 0,7 mm.

Hervorzuheben ist, daß bei beiden Arten die Nervenmaschen an den einfachen, noch ungeteilten Primärblättern bedeutend weiter, namentlich im Verhältnis zur Länge und auch absolut breiter sind als an den Folgeblättern. Man erhält für *A. aureum* an ihnen im Durchschnitt 3,6 : 1,1 mm, für *A. speciosum* 3,7 : 1,4 mm. Die Längenunterschiede sind also an den Primärblättern fast ausgeglichen.

Es sind ferner die Paraphysen zu erwähnen, die sich auf der Unterseite der fertilen Fiedern beider Arten zwischen den Sporangien in außerordentlich großer Zahl finden und, solange die Sporangien noch jung sind, anstelle eines Indusiums ein schützendes Dach über ihnen bilden. Sie sind schon von Schkuhr (19, S. 3) beobachtet und beschrieben worden: „Diese Kapseln sind ungestielt, haben aber noch ebenso viele, oder mehrere ganz andere Teile zwischen sich, welche gestielte Köpfchen vorstellen, die sich nach und nach strahlenförmig öffnen, wo allzeit ein Strahl länger ist, als die übrigen.“ Es handelt sich um mehrzellige fädige Haare, deren Endzelle („Köpfchen“) exzessiv entwickelt ist. An jungen Paraphysen (Fig. 9 I) wächst sie zunächst keulenförmig aus, indem sie sich an der Spitze abplattet. Es treten an ihr sodann seitliche Protuberanzen auf, von denen eine (\times in Fig. 9 II—VI) sich stärker verlängert als die übrigen, so daß das „Köpfchen“ die besonders in den seitlichen An-

sichten Fig. 9 II und III hervortretende dorsiventrale Gestalt bekommt. Diese meint auch Schkuhr in oben zitierter Stelle, wenn er sagt, daß von den „Strahlen“ des Köpfchens stets einer länger sei als die übrigen.

Aus Schkuhrs Schilderung dieser Paraphysen geht eindeutig hervor, daß ihm Exemplare von *A. aureum* vorgelegen haben und Blume (4, S. 42) zu unrecht das auf Taf. 1 b dargestellte fertile Endstück eines Blattes unter *A. speciosum* erwähnt, offenbar deshalb, weil die Fiedern an ihm nicht ausgerandet, sondern lediglich verschmälert und abgerundet sind. Die Ausrandung des Fiederendes ist aber, wie wir gesehen haben, kein ausschlaggebendes Merkmal für die Unterscheidung der beiden hier in Rede stehenden Arten. Dagegen kann, neben anderen Eigenschaften, die Gestalt der Paraphysen als solches angesehen werden.

Die Paraphysen von *A. speciosum* sind einfacher gestaltet als bei *A. aureum*. Zwar besitzen auch sie eine große Endzelle mit einem oft auffallend langen einseitigen Fortsatz (Fig. 10 I–IX). Jedoch fehlen an der Endzelle die übrigen, für *A. aureum* so charakteristischen „strahlenförmigen“ Protuberanzen. Höchstens daß sie andeutungsweise vorhanden sind (Fig. 10 X–XIII). Manchmal hat die Endzelle der Paraphyse auch mehr rundliches Aussehen (Fig. 10 XIV); es sind das Paraphysen, die auf einem früheren Entwicklungsstadium stehen geblieben sind. Denen von *A. aureum* gegenüber sind die Paraphysen



Fig. 9. *Acrostichum aureum*, Endzellen von Paraphysen. I–III in seitlicher Ansicht, IV–VI von oben. Die Paraphyse in I noch nicht voll entwickelt. Vergl.



Fig. 10. *Acrostichum speciosum*, Endzellen von Paraphysen. I–V und X in seitlicher Ansicht, im übrigen von oben. Vergl.

von *A. speciosum* überhaupt als Hemmungsbildungen aufzufassen, was im Einklang steht mit den auch sonst vereinfachten Bauverhältnissen dieser Art.

Endlich gibt die anatomische Struktur der Blattfiedern Anhaltspunkte zur Unterscheidung von *A. aureum* und *A. speciosum* an die Hand. Beide besitzen unter der Epidermis der Blattfiedern ein aus Zellen mit etwas verdickten Wänden bestehendes Hypoderm, das besonders auf der Blattoberseite deutlich entwickelt ist und bei *A. speciosum* aus einer Lage von Zellen besteht. Dasselbe gilt von Jugend- und Übergangsblättern des *A. aureum*, wie sie auch Thomas vorgelegen haben dürften, die auf Taf. IV ihrer Abhandlung (24) einen Blattquerschnitt abbildet. An Gewächshausexemplaren dieser Art traf ich stets nur eine Hypodermis auf. Dagegen weisen die voll entwickelten Folgeblätter kräftiger Pflanzen zwei Lagen von Hypodermiszellen unter der Epidermis der Blattoberseite auf.

III. Die neotenen Formen von *Acrostichum speciosum* Willd.

Schon in der Einleitung zu dieser Studie wurden die beiden Pflanzen erwähnt, um die es sich hier handelt, nämlich *Acrostichum aureum* var. *corallina* Rosenstock und *Leptochilus Raapii* v. A. v. R. Aufgabe dieses Abschnittes nun ist es zu beweisen, daß in beiden Fällen Formen von *A. speciosum* vorliegen, die sich vom Typus nur darin unterscheiden, daß sie nicht über das Primärblattstadium hinauskommen und auf diesem bereits die Fertilität erlangen. Sie seien deshalb als *Acrostichum speciosum* var. *corallina* und var. *Raapii* bezeichnet und unter diesen veränderten Namen nachfolgend genauer geschildert.

a) *A. speciosum* Willd. var. *corallinum* (Rosenst.) W. Troll.

Rosenstock (18, S. 342) hat die Pflanze folgendermaßen beschrieben:

„*Acrostichum aureum* L. var. *corallina* Rosenst., nov. var.

Varietas statura minore (plantis satis fertilibus 12–25 cm altitudinis non excedentibus), pinnis 2–4jugis, plerisque sessilibus, terminali cum proximo basi conjuncto a typo diversa.

Nova Guinea: Insula Tuam prope ins. Rook, ad saxa corallina littoralia; 1910, L. G. Bamler s. n.“

Aus dieser Diagnose läßt sich zunächst nicht entnehmen, zu welcher der beiden, im Vorausgehenden behandelten *Acrostichum*-Arten diese Varietät zu stellen ist. Wenn von den Blättern angegeben wird, sie besäßen nur 2–4 Paare meist sitzender Fiedern, deren oberste mit der nächstfolgenden an der Basis vereinigt ist, so liegen darin Merkmale der Primärblätter sowohl von *A. aureum* wie von *A. speciosum* vor. Es könnte sich also ebensogut um eine Zwergform des letzteren wie von *A. aureum* handeln.

Nach Untersuchung der Exemplare des Münchener Staatsherbariums, nach denen auch die Blätter der Fig. 11 gezeichnet sind, komme ich aber zu dem eindeutigen Ergebnis, daß die Pflanze zu *A. speciosum* gehört. In erster Linie ist die Gestalt der Paraphysen zu nennen, die, wie Fig. 12, I–IX zeigt, denjenigen von *A. speciosum* vollkommen gleichen. Nur sehr vereinzelt sind darunter gelappte Formen, wie sie sonst bei *A. aureum* vorkommen (Fig. 12, X, XI).

Ferner sind die Rhizomschuppen mit denen junger Pflanzen von *A. speciosum* identisch, insofern sie schmal-linealisch und einschichtig auch in der als brauner Streifen sich von den hellen häutigen Säumen abhebenden mittleren Region sind, während die Rhizomschuppen der

Jugendstadien von *A. aureum* breit-oval sind und darin schon die Form der Rhizomschuppen erwachsener Pflanzen andeuten.

Mit diesen Merkmalen stimmen auch Fiedergestalt und Nervatur überein, wenngleich die letztere, da wir es mit Primärblättern zu tun haben, an denen die auf dem Folgestadium hervortretenden Unterschiede verwischt sind, nicht entscheidend sein kann.

Die Form der Fiedern steht derjenigen der Jugendblätter von *A. speciosum* sehr nahe, namentlich in der Gestaltung des Fiederendes und der Fiederbasis. Zwar ist die Spitze nicht so weit ausgezogen, wie es an den Primärblättern von *A. speciosum* sonst die Regel ist.



Fig. 11. *Acrostichum speciosum* var. *corallinum*. I steriles, II fertiles Blatt, III und IV teilweise fertile Fiedern von der Unterseite. Basale Fiedern in II ergänzt. I und II $\frac{1}{4}$, III und IV $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

Es ist das aber eine nur unbedeutende Abweichung, durch welche der typische Charakter keineswegs verwischt wird. Das lehrt namentlich ein Vergleich der in Fig. 11 dargestellten Blätter mit den Jugendblättern von *A. aureum* in Fig. 2 und 3.

Die fertilen Fiedern sind an den von mir untersuchten Pflanzen alle nur teilweise mit Sporangien bedeckt. Basis und Spitze, sowie der Mittelnerv und die etwas zurückgebogenen Ränder sind frei davon. Der fertile Abschnitt ist gegenüber dem sterilen deutlich verschmälert (Fig. 11, III, IV), wie das Fig. 6, III auch für den Typus von *A. speciosum* zeigt.

Eine Pflanze, die mit var. *corallinum* von *A. speciosum* übereinstimmt, liegt auch im Herbar des Botanischen Instituts in Halle (Saale).

Sie ist ohne nähere Angabe des Fundortes von Junghuhn auf Java gesammelt und trägt die Bezeichnung „*Acrostichum fraxinifolium* Br. (nec *speciosum* W.)“, neben einer offenbar späteren Bestimmung als *Chrysodium aureum* Mett. Die ältere Bezeichnung ist die richtige. Es handelt sich zweifellos um eine Form des *A. speciosum*, mit dem, wie schon in der Einleitung bemerkt wurde, *A. fraxinifolium* identisch ist¹⁾. An der Pflanze sind neben Resten einfacher Primärblätter einige sterile Blätter mit 4—7 Fiedern und drei fertile Blätter vorhanden, von letzteren besitzt eines vier Fiedern, wovon die Endfieder fertil ist, eines ist siebenfiedrig mit zwei und eines siebenfiedrig mit drei fertilen Fiedern an der Spitze.

Sämtliche Merkmale der var. *corallinum* zusammengenommen belegen eindeutig, daß es sich um eine Form von *A. speciosum* handelt, und zwar eine Form, die nur Primärblätter hervorbringt. Ein Unterschied gegenüber der typischen Ausbildung des *A. speciosum* besteht nur darin, daß schon die Primärblätter Sporangien erzeugen. Es handelt sich also um ein fertiles Jugendstadium, d. h. eine neotene Form von *A. speciosum*.

Wird die Fertilität noch weiterzurückverlegt, so daß Sporangien schon an den dreiteiligen Primärblättern auftreten, neben denen die

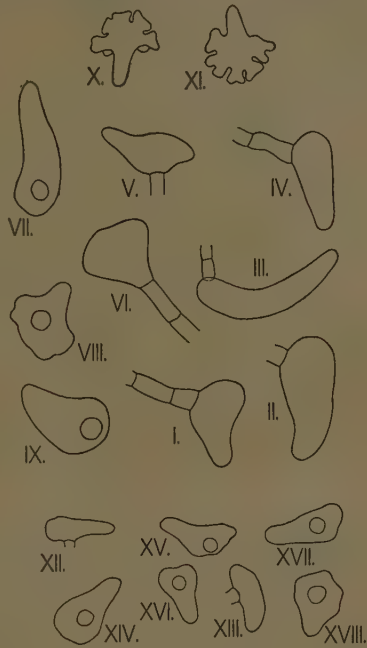


Fig. 12. Paraphysenenden in seitlicher Ansicht und von oben. I—XI *Acrostichum speciosum* var. *corallinum*, XII—XVIII *Acrostichum speciosum* var. *Raapii* (noch nicht ganz vollständig entwickelt). Nach Herbarmaterial. Vergr.

1) Wenn in obiger Bestimmung ein Unterschied zwischen *A. speciosum* und *A. fraxinifolium* gemacht wird, so beruht das wohl darauf, daß R. Brown in seiner Beschreibung des letzteren sagt „pinnis acutis, breviter acuminatis“, während die Fiedern des Typus von *A. speciosum* lang zugespitzt sind. Daß damit allein kein spezifischer Unterschied begründet werden kann, wird kaum zu bestreiten sein. Vielleicht hat übrigens Brown eine der var. *corallinum* von *A. speciosum* ähnliche Form vorgelegen. Mit Sicherheit läßt sich das aus der kurzen Beschreibung (6, S. 145) nicht entnehmen.

einfachen erhalten sind, so ergibt sich eine Pflanze, die mit *Leptochilus Raapii* v. A. v. R. in allen Punkten vollkommen übereinstimmt.

b) *A. speciosum* Willd. var. *Raapii* (v. A. v. R.) W. Troll¹⁾.

Zunächst sei auch hier die Originaldiagnose der Pflanze, die van Alderwerelt van Rosenburgh (2, S. 27; vgl. auch 1. S. 746) gegeben hat, referiert, dies um so mehr, als sie an schwer zugänglicher Stelle veröffentlicht ist.

„*Leptochilus* (*Chrysodium*) *Raapii*, v. A. v. R.

Rhizoma erectum, paleis erectis, lineari-lanceolatis, obscure fuscis, margine pallide fuscis dense vestitum. Stipites dense fasciculati, 15–30 cm longi, glabri, firmi, erecti, sulcati, frondium fertilium longiores. Frondes dimorphae, flويدo-coriaceae, glabrae; frondes steriles simplices, interdum ternatae; segmenta frondium ternatarum frondibus simplicibus similia sed minora; frondes simplices ovato-lanceolatae, elongatae, integrae, 12–20 cm longae, 3–4 cm latae, basi \pm rotundatae vel late cuneatae, apicem versus sensim angustatae, apice brevi-acuminatae, costulis (main veins) nullis, venis reticulatis, areolis iis *Acrostichi* similibus; frondes fertiles ternatae, segmentis brevi-petiolatis, linearibus, \pm 4–6 cm longis, \pm 5 mm latis, acutis.

Batu Islands (Raap). — Simple fronds with the appearance of the pinnae of *Acrostichum aureum*, L., but smaller.“

Dieser Beschreibung hat van Alderwerelt van Rosenburgh a. a. O., Taf. VIII eine bildliche Darstellung dieser Pflanze beigelegt, die in Fig. 13 wiedergegeben ist. Aus ihr ist auch die Ausbildung der fertilen Fiedern zu ersehen, die in der Diagnose selbst nicht erwähnt sind. In den „*Malayan Ferns*“ (1, S. 746) ist das nachgeholt: „Sori occupying the whole under surface except the midribs and edges“.

Vergleicht man die Abbildung van Alderwerelts (Fig. 13) mit dem in Fig. 7, II dargestellten Jugendstadium von *A. speciosum*, so muß die große Ähnlichkeit beider Pflanzen in die Augen springen. Der Eindruck wird noch befestigt, wenn man die von van Alderwerelt angegebenen Ausmaße der Rhizomschuppen, der Blätter und ihrer einzelnen Abschnitte mit denen vergleicht, die oben für die Primärblätter von *A. speciosum* angeführt wurden. Am auffallendsten aber ist die Identität der Nervatur, die ja auch van Alderwerelt besonders hervorhebt („frondes simplices . . . venis reticulatis, areolis iis *Acrostichi* similibus“). Dieser ganze Merkmalskomplex hat schon Copeland (7, S. 410) zu der Vermutung veranlaßt, es liege in „*Leptochilus Raapii*“ eine Jugendform von *A. aureum* vor („this is a true *Acrostichum* . . . It is to be suspected by being juvenile *Acrostichum aureum*“).

Umgekehrt hat van Alderwerelt van Rosenburgh versucht, die Fiedergestalt seines „*Acrostichum aureum* L. var. *attenuatum*“ (vgl.

1) Vgl. dazu auch den Nachtrag S. 325!

S. 315!) durch den Hinweis auf „*Leptochilus Raapii*“ zu erläutern, indem er an der betreffenden Stelle (3, S. 9) sagt: „Both barren and fertile segments resembling those of *Leptochilus Raapii*, v. A. v. R. . . . but longer, and narrowed gradually towards both ends.“ Die Ähnlichkeiten zwischen „*Leptochilus Raapii*“ und *A. aureum* bzw. *speciosum* waren ihm also bekannt. Nichtsdestoweniger hat er die Pflanze in die schon an sich nicht mehr haltbare Gattung *Leptochilus* gestellt.

Maßgebend für die Verken-
nung war sicher der vom Folge-
stadium des *A. speciosum* stark ab-
weichende Habitus, namentlich der
Dimorphismus der sterilen und
fertilen Blätter, das Auftreten un-
geteilter Formen der ersteren und
die Verschmälerung der Fiedern
der letzteren — alles Charaktere,
die man auch bei *Leptochilus* in der
Auffassung von Alderwerelts,
besonders in der Sektion *Chrysod-
ium* antrifft, die identisch ist mit
dem Presl'schen Genus *Gymno-
pteris*. Nach von Alderwerelt
van Rosenburgh zerfällt sie (1,
S. 743) in zwei Gruppen, die sich
in der Gestalt der fertilen Fiedern
unterscheiden. Für die eine, der
u. a. *L. axillaris* Kf., *L. lanceolatus*
Fée, *L. minor* Fée und *L. modestus*
C. Chr. angehören, ist charakteris-
tisch: fertile Blätter einfach wie die
sterilen. Die andere Gruppe: fertile

Blätter ternat, sterile einfach oder ternat, wird allein von „*L. Raapii*“ reprä-
sentiert, der somit in dieser Gattung eine ganz isolierte Stellung einnimmt.

Wir wollen nun noch im einzelnen dartun, daß „*Leptochilus*
Raapii“ nicht in diese Gattung bzw. zu *Gymnopteris* gehören kann,
vielmehr identisch ist mit der Jugendform von *A. speciosum*.

Als Beispiel sei *Leptochilus* (*Gymnopteris*) *axillaris* Kf. gewählt,
eine Art, die Goebel (10, S. 122) genauer geschildert hat. Er hebt



Fig. 13. *Acrostichum speciosum* var. *Raapii* („*Leptochilus Raapii*“). I Habitus, II Rhizomschuppe, III Ausschnitt aus einer sterilen Fieder, um die Nervatur zu zeigen. Originalabbildung von van Alderwerelt van Rosenburgh. Verkl. auf $\frac{2}{3}$.

als charakteristisch für diese und verwandte Arten besonders die Nervatur und die Paraphysen hervor, welche letztere zwar ebenfalls einfache Zellfäden darstellen, aber doch ganz anders gestaltet sind als bei *Acrostichum*. Über die Paraphysen von *L. Raapii* wird von van Alderwerelt van Rosenburgh leider nichts mitgeteilt, nicht einmal erwähnt, ob überhaupt welche vorhanden sind. Ist dies der Fall, woran ich nicht zweifle, so ist für sie die gleiche Form wie bei *A. speciosum* zu erwarten¹⁾.

Gänzlich verschieden ist die Nervatur der sterilen Blätter des *L. axillaris* von der des *L. Raapii*. Während bei diesem einfache Nervenmaschen ohne freie Nervenendigungen vorhanden sind (genau wie bei den *Acrostichum*-Arten, vgl. Fig. 13, III), ist *L. axillaris* durch eine Nervatur ausgezeichnet, die große Ähnlichkeit mit derjenigen von *Hymenolepis* und *Pleopeltis* hat, d. h. es vereinigen sich antiklinale und periklinale Nervenstränge zu einem geschlossenen Nervenetz, dessen Maschen mit freien, zu Hydathoden angeschwollenen Nervenendigungen versehen sind — mit ein Grund dafür, *Leptochilus* bzw. *Gymnopteris* zu den genannten Farnen, besonders *Hymenolepis*, in nähere Beziehung zu bringen. *L. Raapii* hat damit nichts zu tun und gehört zu *A. speciosum* als eine fertile Jugendform dieser Pflanze.

Stellen wir uns vor, es würden die Fiedern des ternaten Blattes an dem in Fig. 7 dargestellten Jugendstadium von *A. speciosum* fertil, so hätte das wie bei der var. *corallinum* eine Verschmälerung ihrer Lamina zur Folge. Bei var. *corallinum* beträgt die Breite der fertilen Fiedern maximal 10 mm; daneben sind aber auch solche von 8 und 6 mm Breite vorhanden. Nehmen wir eine ähnlich starke Verschmälerung beim Fertilwerden des ternaten Blattes in Fig. 7 an, so erhielten wir dieselben Verhältnisse wie bei „*L. Raapii*“, von dem van Alderwerelt für die fertilen Fiedern eine Breite von 5 mm angibt. Es ist also zweifellos diese Pflanze identisch mit einem fertilen Jugendstadium von *A. speciosum*, weshalb wir sie eben als var. *Raapii* der var. *corallinum* an die Seite stellen. Erstere kommt zustande, wenn die Fertilität schon auf dem ternaten Stadium sich einstellt. Setzt sie dagegen erst an 5—7 teiligen Primärblättern ein, so ergibt sich var. *corallinum*. Es liegen also ganz ähnliche Verhältnisse vor wie bei *Gymnopteris taccifolia* (Hook.) Presl, welche Diels als „treffliches Beispiel für die Unabhängigkeit der Sporenbildung von dem morphologischen Status der vegetativen Organe“ anführt (8, S. 54).

Die Ursache für die Neotenie der geschilderten Formen von *A. speciosum* ist wahrscheinlich in äußeren Umständen zu suchen, ähn-

1) Vgl. den Nachtrag S. 325 und Fig. 12!

lich wie das Goebel (9, S. 9 und 11, S. 479) für Kümmerpflanzen von *Asplenium Ruta muraria*, die ebenfalls nur Primärblätter und schon an diesen Sporangien ausbildeten, beschrieben hat. Sie wuchsen an Dolomittfelsen des Latemar in Südtirol in Ritzen des nackten Gesteins, an Stellen also, wo die Aufnahme von Wasser und Mineralbestandteilen nur eine spärliche sein konnte, während die Assimilation des Kohlenstoffs bei den günstigen Beleuchtungsverhältnissen kaum beeinträchtigt gewesen sein dürfte. Ähnlich mag es sich mit den im vorstehenden geschilderten Formen von *A. speciosum* verhalten haben. Aus der Notiz Raaps für var. *Raapii* „Kustenbosch P. Pini, Batoe Eilanden“ kann man über die besondere Natur des Standortes kaum etwas entnehmen. Dagegen wird für var. *corallinum* von dem Sammler (G. Bamler) angegeben, sie sei „ad saxa corallina littoralia“ gewachsen, mithin an Stellen, deren ökologische Bedingungen einigermaßen denen des erwähnten Vorkommens von *Asplenium Ruta muraria* gleichen dürften.

Nachtrag.

Als das Manuskript der vorliegenden Abhandlung schon fertiggestellt war, erhielt ich auf mein Ersuchen aus dem Herbarium en Museum voor Systematische Botanie van's Lands Plantentuin in Buitenzorg die Specimina von *Acrostichum aureum* L. var. *attenuatum* v. A. v. R. und *Leptochilus Raapii* v. A. v. R. zur Ansicht zugesandt. Ich möchte nicht versäumen, dem Direktor der Sammlung, Herrn Dr. D. F. van Slooten, dafür auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Durch die Möglichkeit, die Specimina zu untersuchen, ließen sich die oben ausgesprochenen Auffassungen über die wahre Natur dieser Pflanzen bestätigen. Von „*Acrostichum aureum* var. *attenuatum*“ liegt ein junges fertiles Blatt vor, dessen Fiedern zwar schon weitgehend ausgebildet, an der Spitze und den Rändern aber noch im Wachstum begriffen waren. Es gehört nach der Form der sterilen Fiedern eindeutig zu *A. speciosum*. Damit stimmt auch überein, daß die Ränder der fertilen Fiedern nach unten eingerollt sind und den Eindruck vortäuschen, als sei die Fiederlamina sehr schmal. Sporangien und Paraphysen auf der Fiederunterseite sind noch jung und in der Nähe der wachsenden Spreitenränder weniger weit entwickelt als entlang der Mittelrippe. Es handelt sich also tatsächlich um einen Beobachtungsfehler van Alderwerelts. Die „var. *attenuatum*“ ist zu streichen.

Was „*Leptochilus Raapii*“ anlangt, so stimmt die Pflanze, wie schon aus der Beschreibung van Alderwerelts zu entnehmen war,

in der Form der Rhizomschuppen, der Blatt- und Fiedergestalt und der Blattnervatur vollkommen mit Jugendstadien von *A. speciosum* überein. Auf dem mir aus Buitenzorg zugesandten Spannbogen sind zwei Pflanzen befestigt: ein steriles Exemplar, das nur einfache ungeteilte Blätter besitzt, und ein fertiles. An letzterem sind neben einfachen Blättern auch dreiteilige vorhanden. Es weicht von der Abbildung von Alderwerelts (Fig. 13) insofern ab, als die Fiedern des einzigen fertilen Blattes sämtlich nur teilweise fertil und demzufolge an der Basis verbreitert sind. Sporangien und Paraphysen daran sind zwar noch jung, jedoch lassen die Endzellen der Paraphysen (Fig. 12, XII—XVIII) bereits die Form erkennen, die oben als charakteristisch für *A. speciosum* angegeben wurde.

Mit *A. speciosum* stimmt auch die Einrollung der Ränder der jugendlichen fertilen Fiedern überein. An den getrockneten Exemplaren entsteht dadurch der Anschein, als seien breite sporangienfreie Ränder an den Fiedern vorhanden, wie das auch in der Abbildung von Alderwerelts (Fig. 13) zum Ausdruck gebracht ist. In Wirklichkeit sind diese Randsäume aber sehr schmal und kaum der Erwähnung wert, die ihnen von Alderwerelt angedeihen läßt. Wenigstens besteht in der Breite der sporangienfreien Randstreifen kein Unterschied zwischen dem Typus von *A. speciosum* und dieser als var. *Raapii* bezeichneten fertilen Jugendform.

Zusammenfassung.

1. *Acrostichum speciosum* Willd. ist als selbständige, von *A. aureum* L. verschiedene Art zu betrachten. Die Unterschiede erstrecken sich auf fast sämtliche Organe der Pflanze und sind weit beträchtlicher als der Begründer der Art annahm. Vor allem hervorzuheben sind die Gestalt der Primärblätter und Folgeblattfiedern, die ganz abweichende Knospenlage der fertilen Blattfiedern, die Einschichtigkeit der Rhizomschuppen und die Paraphysenform.

2. Zum Unterschied von *Acrostichum aureum*, das pantropische Verbreitung besitzt, ist *A. speciosum* nach unseren derzeitigen Kenntnissen auf das tropische Asien und Australien mit der dazwischen liegenden Inselwelt beschränkt.

3. Als „*Acrostichum aureum* L. var. *attenuatum* v. A. v. R.“ hat von Alderwerelt von Rosenburgh ein noch nicht völlig entfaltetes fertiles Blatt von *A. speciosum* beschrieben. Die Varietät existiert also nicht.

4. *Acrostichum aureum* L. var. *corallina* Rosenst. und *Leptochilus Raapii* v. A. v. R. sind neotene Formen von *A. speciosum*. Dem ist

durch die Abänderung der Namen in *A. speciosum* Willd. var. *corallinum* (Rosenst.) W. Troll und *A. speciosum* Willd. var. *Raapii* (v. A. v. R.) W. Troll Rechnung zu tragen.

Literaturverzeichnis.

1. Alderwerelt van Rosenburgh, C. R. W. K. van, *Malayan Ferns and Fern Allies*. Batavia 1908.
2. — *New or interesting Malayan Ferns*. Bull. du Département de l'Agriculture aux Indes Néerlandaises, Nr. XVIII. Buitenzorg 1908.
3. — *New or interesting Malayan Ferns*, 2. Bull. du Département de l'Agriculture aux Indes Néerlandaises. Nr. XXI. Buitenzorg 1908.
4. Blume, C. L. et Fischer, J. B., *Flora Javae nec non insularum adjacentium. Filices*. Bruxellis 1828.
5. Bobart, J., Ed. Robert Morison, *Plantarum historiae universalis Oxoniensis pars tertia*. Oxonii 1699.
6. Brown, R., *Prodromus Florae Novae-Hollandiae et Insulae Van-Diemen*, 1. London 1810.
7. Copeland, E. B., *Leptochilus and genera confused with it*. Philipp. Journ. of Science **37**, 333 (1928).
8. Diels, L., *Jugendformen und Blütenreife im Pflanzenreich*. Berlin 1906.
9. Goebel, K., *Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen*. Leipzig und Berlin 1908.
10. — *Morphologische und biologische Studien*. IX. Beiträge zur Kenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse einiger javanischer Farne. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg **36**, 107 (1926).
11. — *Organographie der Pflanzen*, 3. Aufl., 1. Jena 1928.
12. Hooker, W. J., *Species filicum*, 5. London 1864.
13. Kaulfuß, G. F., *Enumeratio Filicum quas in itinere circa terram legit cl. Adalbertus de Chamisso*. Leipzig 1824.
14. Langsdorff, G. et Fischer, F., *Plantes recueillies pendant de le voyage des Russes autour du monde. Expédition dirigée par M. de Krusenstern*. Tübingen 1810.
15. Linné, C., *Species plantarum* 2. Holmiae 1753.
16. Plumier, Ch., *Traité des Fougères de l'Amérique*. Paris 1705.
17. Raciborski, M., *Die Pteridophyten der Flora von Buitenzorg*. Flore de Buitenzorg, publiée par le Jardin Botanique de l'État 1. Leyden 1898.
18. Rosenstock, E., LVII. *Filices novo-guineenses Bamlerianae et Keysserianae*. Fedde, *Repertorium specierum novarum regni vegetabilis* **10**, 321 (1912).
19. Schkuhr, Ch., *Vierundzwanzigste Klasse des Linnéischen Pflanzensystems oder kryptogamische Gewächse*. Wittenberg 1809.
20. Schumann, E., *Die Acrosticheen und ihre Stellung im System der Farne*. Flora **108**, 201 (1915).
21. Sloane, H., *A voyage to the islands Madera, Barbados, Nieves, S. Christophers and Jamaica*, 1. London 1707.
22. Steenis, C. G. G. J. van, *Die Pteridophyten und Phanerogamen der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition. Mit Vegetationsskizzen nach Tagebuchaufzeichnungen von F. Rüttner*. Archiv f. Hydrobiologie 1932. Suppl.-Bd. 11, „Tropische Binnengewässer, Band III“, S. 231.

23. Tansley, A. G. and Fritsch, F. E., Sketches of Vegetation at home and abroad. I. The Flora of the Ceylon Littoral. The New Phytologist **4**, 27 (1905).
24. Thomas, E. N., Some points in the anatomy of *Acrostichum aureum*. The New Phytologist **4**, 175 (1905).
25. Troll, W. und Dragendorff, O., Über die Luftwurzeln von *Sonneratia* Linn. und ihre biologische Bedeutung. Planta **13**, 311 (1931).
26. Troll, W., Botanische Mitteilungen aus den Tropen. V. Sproßbürtige Blattfiedern bei *Stenochlaena palustris* Bedd. Flora **126**, 380 (1932).
27. Verwey, J., Einiges über die Biologie ost-indischer Mangrovekrabben. Treubia **12**, 167 (1930).
28. Watson, J. G., Mangrove Forests of the Malay Peninsula. Malayan Forest Records Nr. 6, 1928.
29. Willdenow, C. L., Species plantarum, 4. Aufl., **5**. Berlin 1810.

Erklärungen von Tafel IX—XI.

Taf. IX A. *Acrostichum aureum* auf einem Mangroveschlag bei Belawan (Sumatras Ostküste). Neben den seitlich abgebogenen sterilen Blättern sind zahlreiche, steil aufgerichtete fertile Blattorgane zu sehen. Das Gebüsch in der Umgebung besteht aus *Pluchea indica*. Phot. W. Troll 1929.

Taf. IX B. *Acrostichum aureum* auf einem Mangroveschlag bei Belawan (Sumatras Ostküste). Im Vordergrund auf dem teilweise nackten Schlamm Boden Bestände von *Fimbristylis ferruginea*. Phot. W. Troll 1929.

Taf. X A. *Acrostichum speciosum* als Unterwuchs in einem hauptsächlich von *Bruguiera gymnorrhiza* gebildeten Mangrovwald bei Belawan (Sumatras Ostküste). Phot. W. Troll 1929.

Taf. X B. *Acrostichum speciosum*. Bestandbildend in einer von *Bruguiera gymnorrhiza* gesäumten Lagune bei Dobo (Aru-Inseln). Phot. W. Troll 1929.

Taf. XI A. *Acrostichum speciosum*, einen *Thalassina*-Bau krönend (Mangrove von Belawan, Sumatras Ostküste). Blätter an der Spitze größtenteils fertil. Phot. W. Troll 1929.

Taf. XI B. Junge Pflanzen von *Acrostichum speciosum* (links) und *Acrostichum aureum* (rechts). Der habituelle Unterschied kommt schon auf diesem Stadium sehr deutlich zum Ausdruck. Mangrove bei Belawan (Sumatras Ostküste). Phot. W. Troll 1929.

IX. *Dryopteris sumatrana* v. A. v. R., ein neuer Schleimfarn aus dem ostindischen Archipel.

Mit 6 Abbildungen im Text.

Im Gebirge Nord- und Mittelsumatras begegnete mir gelegentlich eine stattliche, großblättrige *Dryopteris*-Art vom Habitus eines kurzstämmigen Baumfarnes, die bei Beddome (2, S. 76) als var. major von *Nephrodium molle* R. Br. erscheint, von van Alderwerelt van Rosenburgh (1, S. 227) aber wohl mit Recht als besondere Art betrachtet und als *Dryopteris sumatrana* bezeichnet wird. Charakteristisch sind für die Pflanze vor allem die zahlreichen Rudimentärfiedern ("butterflylike auricles"), welche an der Rhachis der Blätter nach unten auf die Laubfiedern folgen, bis an die Basis des Blattes reichen und meist nur durch ein bis zwei Paare von Übergangsfiedern mit den Laubfiedern verbunden sind (Fig. 1). Auch Beddome sieht sich zu der Bemerkung veranlaßt: "..... it is a most marked fern when



Fig. 1. *Dryopteris sumatrana*. Basis eines erwachsenen Blattes mit den Rudimentärfiedern, über denen die Laubfiedern folgen. Verkl.

fully auricled nearly down to the base of the stipe." Dies aber war auch an den von mir auf Sumatra beobachteten Exemplaren

stets der Fall, so daß ich nicht an der spezifischen Eigenart der Pflanze zweifle¹⁾).

Ihre Orientierung verdanken die Rudimentärfiedern einer Entfaltungshemmung. Auch die Laubfiedern sind in der Knospenlage aufgerichtet. Bei der Entfaltung aber führen sie eine Bewegung aus, die sie in die fixe Lichtlage bringt. An den Rudimentärfiedern unterbleibt diese Auswärtskrümmung, sie behalten dauernd die aufgerichtete Knospenlage bei, was zweifellos damit zusammenhängt, daß sie als ganze Hemmungsbildungen von Laubfiedern darstellen.



Fig. 2. *Dryopteris sumatrana*. Junges, noch fast vollständig eingerolltes Blatt. Der Aërophorstreifen und die Pneumatophorhöcker an der Basis der Rudimentärfiedern treten weiß hervor. Nat. Gr.



Fig. 3. *Dryopteris sumatrana*. Junges, schon teilweise aufgerolltes Blatt. Es sind nur Rudimentärfiedern zu sehen, an deren Basis die Pneumatophorhöcker weiß hervortreten. Auch der Aërophorstreifen ist deutlich zu sehen. Nat. Gr.

Mein Augenmerk zog die Pflanze aber vor allem dadurch auf sich, daß ich ihre jungen, noch eingerollten Blätter regelmäßig mit

1) Ein jüngeres Exemplar, das ich an den Botanischen Garten in München schickte, wurde dort in Kultur genommen und hat es inzwischen zu einem sehr ähnlichen Wuchs gebracht.

einer Schleimschicht von ca. 1 mm Dicke überzogen fand. Es handelt sich also um ein neues Beispiel eines Schleimfarns, dessen Schleimbildung zwar nicht die exzessiven Ausmaße wie bei *Dryopteris callosa* C. Chr. erreicht, aber beträchtlich genug ist, um beachtet zu werden¹⁾.

Die Absonderung des Schleimes an den jungen Blättern von *D. sumatrana* geht zurück auf die Tätigkeit von Schleimhaaren, die sowohl an den Schuppen sich finden, welche die Blattrhachis in der Jugend auf der Unterseite bedecken, wie auch als selbständige trichomartige Bildungen auftreten, welche durch alle möglichen Übergänge mit den Schuppen verbunden sind. Ihnen wollen wir zunächst unsere Aufmerksamkeit widmen.

Auffallend ist an den Blättern sodann auch die starke Entwicklung der Aërophorstreifen, neben denen an der Basis der Rudimentärfiedern unterseits Aërophorhöcker sich finden, die sich wie die Aërophorstreifen rein weiß von dem dunklen Grün der übrigen Blattoberfläche abheben (Fig. 2 und 3).

1) Schuppen und Schleimhaare. Die Schuppen, welche das junge Blatt bedecken, sind einschichtige, aus herzförmigem Grunde verlängerte Zellflächen und laufen in einen haarartigen Zellfaden aus, der in einer Drüsenzelle endet (Fig. 4, I). Sie sitzen der Rhachis mit sehr schmaler Basis an, wie Fig. 4, IV zeigt, in der die Insertionszellen durch Schraffierung hervorgehoben sind. An ihrem Rande sind sie gefranst (Fig. 4, II). Bei genauerem Zusehen erkennt man, daß die stärkeren Fransen ähnlich dem Schuppenende in einen Zellfaden mit Schleimzelle auslaufen. Aus ihrem unteren, verbreiterten Teil können abermals drüsentragende Zellfäden entspringen. Diese stärkeren Randzipfel sind entweder nach der Schuppenspitze hin gerichtet; häufiger noch sind sie zurückgekrümmt, so daß ihre Endzelle nach der Schuppenbasis schaut (Fig. 4, III).

Neben diesen Drüsenhaaren sind an den Schuppen noch einfache einzellige Borstenhaare (B in Fig. 4, III) vorhanden, wie sie auch aus den Epidermiszellen der Unterseite der Rhachis direkt entspringen.

Neben und zwischen den großen Schuppen sind zahlreiche kleinere vorhanden, die ebenfalls mit Schleimdrüsen ausgestattet sind. Sie sehen zunächst aus wie abgebrochene Enden größerer Schuppen, zumal sie wie diese in einer an einem langen Zellfaden sitzenden Drüsenzelle

1) An der in München kultivierten Pflanze ist eine auffallende Schleimbildung allerdings nicht zu erkennen, was aber keineswegs verwunderlich ist. Denn auch die dort in Kultur befindlichen Exemplare von *D. callosa* zeigen eine im Verhältnis zu den freilebenden Pflanzen sehr mäßige Schleimabsonderung.

endigen. Außerdem sitzen seitlich an ihnen Borstenhaare und mitunter verzweigte Schleimhaare (Fig. 4, V). Es handelt sich jedoch um voll-

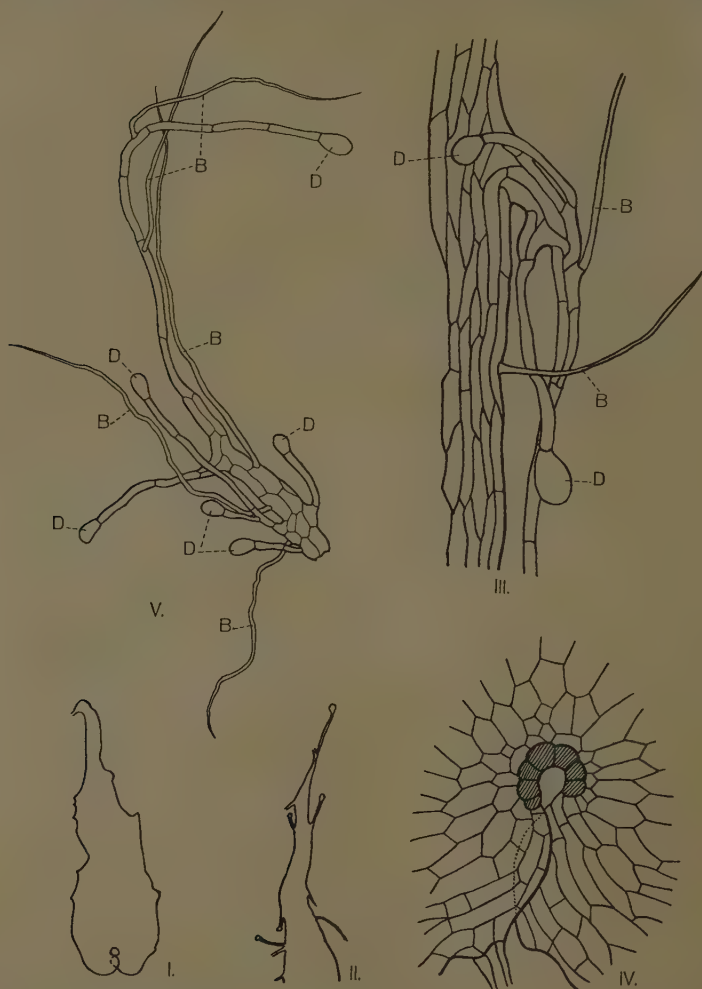


Fig. 4. *Dryopteris sumatrana*. I Blattschuppe total (Rand- und Endzipfel nicht gezeichnet); II Spitze einer Blattschuppe etwas stärker vergrößert, mit End- und Randzipfeln; III Randausschnitt aus einer Blattschuppe mit Drüsenhaaren (D) und Borstenhaaren (B) tragendem Zipfel; IV Schuppengrund mit Ansatzstelle am Blatt (diese schraffiert); V Blattschuppe mit reduzierter Grundfläche, an der Drüsenhaare (D) und Borstenhaare (B) sitzen. Vergr. in I ca. 10fach, in II–V stärker.

ständige Trichome, die nur den Schuppen gegenüber vereinfacht sind und namentlich keine größere Zellfläche entwickeln. Demzufolge sitzen sie der Epidermis nur mit schmaler Basis an.

Stellen wir uns vor, daß die Reduktion der Zellfläche, welcher sowohl Borsten- wie Schleimhaare ansitzen, noch weiter geht, so erhalten wir die Formen der Schleimschuppen in Fig. 5. An den Beispielen in Fig. 5, I, II, und III ist noch eine schuppenartige, aus kleinen Zellen bestehende Basis vorhanden. In Fig. 5, IV und V dagegen ist auch sie weitgehend eingeeengt. Nur einige Längswände in den basalen Zellen deuten auf flächenförmige Entwicklung der im übrigen als verzweigtes fädiges Gebilde erscheinenden Schuppe. Fallen auch sie noch weg, so ergibt sich die Form eines einfachen Schleimhaares, wie es in Fig. 5, V dargestellt ist: bestehend aus einem fädigen mehrzelligen Stiel mit endständiger Drüsenzelle und einem seitlichen Borstenhaar.

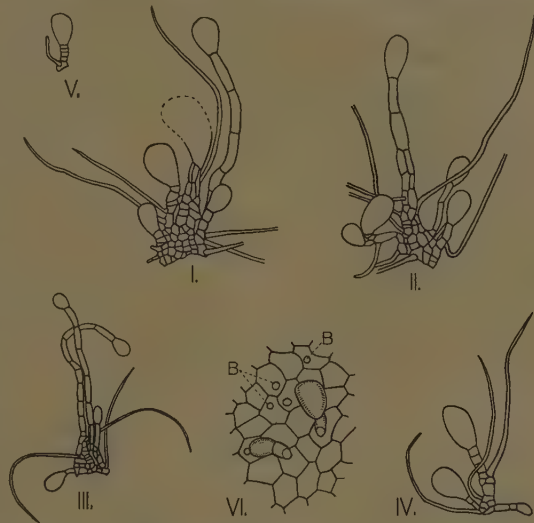


Fig. 5. *Dryopteris sumatrana*. I—V Blattschuppen mit reduzierter Grundfläche, an ihnen Schleimdrüsen und Borsten. Nähere Erklärung im Text. VI Flächenansicht der Epidermis der Blattrhachis mit zweizelligen Schleimhaaren, neben denen Ansatzstellen von Borsten (B) zu sehen sind. Vergr.

Die einfachste Ausbildungsform dieser Schleimhaare zeigt Fig. 5, VI. Der Stiel, dem die Drüsenzelle des Haares in Fig. 5, V aufsitzt, ist auf eine einzige Zelle reduziert. Neben solchen Schleimhaaren entspringen auch einzellige Borstenhaare aus der Epidermis. Narben von solchen sind auch die mit B bezeichneten Stellen in Fig. 5, VI.

Die Entleerung des Schleimes aus den Drüsenzellen erfolgt ebenso wie bei *D. callosa*, für welche Kühn (von dem die Pflanze noch zu „*Nephrodium stipellatum* Hk.“ gezogen wurde) angegeben hat, daß er

„durch ein am oberen Ende der Zelle durch unregelmäßiges Zerreißen der Zellmembran gebildetes Loch entleert“ wird (5, S. 486)¹⁾.

Fassen wir, was über die Schuppen und Schleimhaare von *D. sumatrana* zu berichten war, zusammen, so können wir feststellen, daß zwischen den einfachen zweizelligen Schleimhaaren und den großen schuppenförmigen Anhängen, die am Rande mit zahlreichen schleimzellentragenden Haaren besetzt sind, alle Übergänge vorhanden sind. Die einfacheren Formen sind als Hemmungsbildungen der Schuppen aufzufassen, was auch darin deutlich zum Ausdruck kommt, daß der rudimentäre flächenförmige Abschnitt an ihnen aus kleinen Zellen besteht, die sozusagen in der Teilung steckengeblieben sind. Man kann die zuletzt erfolgten Teilungen aus der Orientierung namentlich der Querwände noch gut erkennen.

2. **Aërophorgewebe.** Das Aërophorgewebe an den Farnblättern hat, wie zuerst Mettenius (6, S. 268) und später unabhängig von ihm Goebel (mitgeteilt von Kühn [5, S. 487]) erkannt hat, die Bestimmung, der atmosphärischen Luft den Zutritt in das Innere der Pflanze zu erleichtern, d. h. der Durchlüftung zu dienen. Die Ausbildung besonderer Stellen, die dem Gasaustausch dienen, ist an der Rhachis der Farnblätter umso nötiger, als die Epidermis, wenigstens in den hier interessierenden Fällen, keinerlei Spaltöffnungen besitzt. Das Aërophorgewebe ist entweder in Form der sogenannten Aërophorstreifen vorhanden oder bildet an der Basis der Blattnerven höcker- und zapfenartige Hervorragungen.

Aërophorstreifen werden von Goebel (4, S. 91) auch für die Rhachis der Blätter von *D. callosa* angegeben. In den halbschematischen Skizzen Taf. V, Fig. 24 und 25 sind sie als Unterbrechungen des subepidermalen Sklerenchymringes eingetragen, wonach man sie mit der von Mettenius herrührenden Terminologie als „aërophora immersa striaeformia“ bezeichnen könnte. Der Funktion des Gasaustausches könnten sie hier allerdings nicht dienen, da ja das Blatt in seiner Jugend von einer bis 1 cm mächtigen Schleimschicht vollständig eingehüllt ist, in die auch die zahlreichen, den Schleim absondernden Drüsenhaare eingebettet sind.

Indes konnte ich bei einer Nachprüfung des Blattbaues von *D. callosa* weder auf jüngeren Stadien noch an älteren Blättern irgendeine

1) Vgl. dazu auch die Arbeit von Gardiner and Ito (3, S. 27), welche besonders die Verhältnisse bei *Blechnum occidentale* L. und *Osmunda regalis* L. beschreiben.

Nebenbei sei bemerkt, daß auch *Blechnum orientale* L. an jungen Blättern eine merkliche Schleimabsonderung erkennen läßt, die hier ebenfalls auf die an den Spreuschuppen sitzenden Drüsenzellen zurückgeht. Auch die Aërophorstreifen an der Blattbasis und die Aërophorstellen am Grund der Rudimentärfiedern sind recht deutlich.

Spur von einem Aërophorstreifen entdecken. Es ist ein starker Sklerenchymmantel vorhanden, der an keiner Stelle eine Unterbrechung aufweist. Die Angabe Goebels muß also auf einem Irrtum beruhen.

Bei *D. sumatrana* dagegen sind trotz der erheblichen Schleimbildung an der Rhachis Aërophorstreifen vorhanden. Freilich, ein „aërophorum immersum“ würde von dem Schleim wohl gänzlich zugedeckt werden. Einer solchen Konsequenz begegnet hier aber die mächtige Entwicklung des Aërophorgewebes. Dieses tritt hier, wie der Querschnitt Fig. 6, I zeigt, nicht nur in Form einer bloßen aërenchymatischen Unterbrechung des Sklerenchymringes auf, sondern wölbt sich als ansehnlicher Wulst über die Oberfläche der Rhachis empor.

Sehr ansehnlich sind auch die Aërophorhöcker an der Basis der Rudimentärfiedern, besonders der untersten. Und zwar sind sie weniger in die Länge entwickelt als in horizontaler Richtung ausgebreitet. Ihre Flächenausdehnung beträgt etwa das

Zwei- bis Dreifache der Querschnittsfläche an der Basis der Aërophorzäpfchen von *D. callosa*. Auch diese Eigentümlichkeit steht zweifellos im Zusammenhang damit, daß der Schleimbelag des Blattes dünner ist als bei dieser. Man erhält das Blatt von *D. callosa*, wenn man sich die Aërophorhöcker von *D. sumatrana* stark verlängert und die Rudimentärfiedern auf kleine schuppenartige und chlorophyllose Anhänge an der Basis der Aërophorzipfel reduziert vorstellt.

Was die anatomische Ausbildung des Aërophorgewebes anlangt, so genügt es auf die Darstellungen der Fig. 6, II—IV hinzuweisen, die

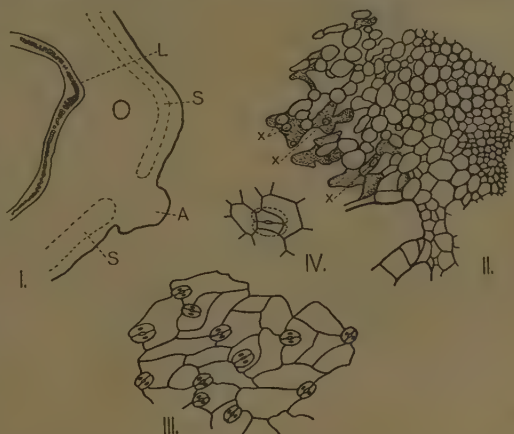


Fig. 6. *Dryopteris sumatrana*. I Rhachis im Querschnitt mit Aërophorstreifen (A). L Leitstrang, S Sklerenchymmantel, der unter dem Aërophorstreifen unterbrochen ist; II Teil aus dem Querschnitt durch den Aërophorstreifen, stärker vergrößert. Die punktierten Flächen sind von der Fläche gesehene Membranen. III Aërophorstreifen im Flächenschnitt (mit Spaltenöffnungen); IV einzelne Spaltenöffnung mit ihren Nachbarzellen, von innen gesehen (sie ist über das Niveau der Epidermiszellen etwas emporgehoben). Sonstige Erklärung im Text.

zeigen, daß es sich um ein interzellularenreiches Gewebe handelt, dessen Zellen keine Chloroplasten führen. Die Interzellularen kommen durch starkes und ungleichmäßiges Flächenwachstum der Zellmembranen zustande. Die Zellen stehen schließlich nur noch mittels armartiger Fortsätze miteinander in Verbindung, die auf dem Schnitt Fig. 6, II u. a. an den mit x bezeichneten Stellen getroffen sind. Spaltöffnungen finden sich an der Rhachis lediglich auf den Aërophorwülsten und -höckern, hier aber in sehr großer Zahl (Fig. 6, III). Sie sind, wie die Ansicht von der Atemhöhle her zeigt (Fig. 6, IV), über die Epidermis emporgehoben.

Die Aërophorgewebe, namentlich die Aërophorstreifen, sind am üppigsten an der Basis des Blattes entwickelt, solange dieses noch vollständig eingerollt und von Schleim überzogen ist (Fig. 2). Später läßt die Schleimbildung nach, so daß ein Gasaustausch auch auf anderem Wege möglich wird. Auf dem älteren Entwicklungsstadium Fig. 3 ist der dort sichtbare Aërophorstreifen an der Basis des Blattes durch das inzwischen eingetretene Streckungswachstum der Rhachis bereits zerstört und in einzelne Stücke aufgelöst, die sich gebräunt haben. Es handelt sich also zweifellos um Einrichtungen, die vor allem in der Jugend der Blätter in Funktion sind und mit zunehmender Entwicklung an Bedeutung verlieren. Dasselbe trifft ja auch auf die als Sekretionsorgane wirkenden Rudimentärfiedern und „Nektarien“ anderer Farne zu.

Zusammenfassung.

1. *Dryopteris sumatrana* besitzt im unteren Teil der Laubblätter chlorophyllführende Rudimentärfiedern, die in stärker reduzierter Form in den chlorophyllosen „Anhängseln“ der Aërophorzäpfchen von *Dryopteris callosa* wiederkehren. Wie diese führen die Rudimentärfiedern von *D. sumatrana* keine Entfaltungsbewegung aus.

2. Die jungen Blätter von *D. sumatrana* sind in einen bis 1 mm mächtigen Schleimüberzug eingehüllt. Es handelt sich also um ein neues Beispiel für einen Schleimfarn mit sogar recht erheblicher Schleimproduktion. Der Schleim entsteht in den Drüsenzellen einfacher, verzweigter oder schuppenförmiger Haare, mit denen die Unterseite der Rhachis dicht bedeckt ist. Er wird aus den Zellen durch Zerreißen der Membranen entleert.

3. Schuppen und Schleimhaare der Rhachis sind der Anlage nach identisch. Die einfachen und verzweigten Schleimhaare sind als Hemmungsbildungen der größeren Schuppen aufzufassen. Es ist an ihnen die Schuppenfläche entweder nur andeutungsweise vorhanden oder sie bleibt gänzlich unentwickelt.

4. Zum Unterschied von *D. callosa*, wo Aërophorstreifen fehlen, sind diese an den jungen Blättern von *D. sumatrana* außerordentlich stark entwickelt. Sie treten als Wülste über die Oberfläche der Rhachis hervor, deren subepidermaler Sklerenchymmantel unter ihnen unterbrochen ist.

5. Neben den Aërophorstreifen besitzt *D. sumatrana* an der Basis der Rudimentärfiedern verbreiterte Aërophorhöcker, welche den Aërophorzäpfchen von *D. callosa* entsprechen. Während diese im Zusammenhang mit der Mächtigkeit der das Blatt bedeckenden Schleimschicht stark verlängert sind, dehnen sich die Aërophorhöcker von *D. sumatrana* mehr in die Fläche aus. Aërophorstreifen und -höcker sind Strukturen, denen nur auf dem Jugendstadium des Blattes größere Bedeutung zukommt.

Literaturverzeichnis.

1. Alderwerelt van Rosenburgh, C. R. W. K. van, *Malayan Ferns and Fern Allies*. Batavia 1908.
2. Beddome, R. H., *Supplement of the Ferns of British India, Ceylon and the Malay Peninsula*. Calcutta 1892.
3. Gardiner, W. and Ito, T., On the structure of the mucilage secreting cells of *Blechnum Occidentale* L. and *Osmunda regalis* L. *Ann. of Bot.* 1, 27 (1887, bis 1888).
4. Goebel, K., *Morphologische und biologische Studien*. VIII. Über Schleimfarne und Aërophore. *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* 36, 84 (1926).
5. Kühn, R., Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen und anderer Gefäßkryptogamen. *Flora* 72, 457 (1889).
6. Mettenius, G., Über einige Farngattungen. II. *Plagiogyria*. *Abh. Senckenb. Naturf. Ges. zu Frankfurt a. M.* 2, 265 (1858).

X. Eine neue *Schizaea*-Art der *Digitata*-Gruppe.

Mit 6 Abbildungen im Text.

Aus dem Formenkreis der *Schizaea dichotoma* Sw. sind durch Beccari kleine Exemplare mit nur wenig verzweigten Blättern bekannt geworden, die Cesati (3, S. 150) als *f. minor* vom Typus unterschieden hat. Ähnliche, von Yapp gesammelte Pflanzen hat Boodle (2, S. 526) als „*Schizaea dichotoma*, small form“ erwähnt und auch Rosenstocks „*Schizaea dichotoma* Sw. var. *sumatrana*“ (Dr. E. Rosenstock, *Filices sumatranae exsicc.* — n. 230) ist identisch mit *Cesatis Sch. dichotoma f. minor*.

Beccari selbst dagegen hat sich über die von ihm entdeckte Pflanze in anderem Sinne geäußert (1, S. 27): „La forma b minor di Cesati, da me raccolta a Singapore, non puo considerarsi come varietà; ma tanto questa, quanto la forma a, sono assai distinte dalla forma c, la quale è molto piu robusta, con fronde molto regolarmente dicotoma e divisioni in forma di ventaglio, ed in generale con molte frondi sterili.“ Beccari neigt also zu der Auffassung, daß in diesen drei Varietäten *Cesatis*, mithin auch in der *f. minor*, getrennte Arten vorliegen. Dieser Ansicht hat Richter (5, S. 214), der Material untersuchen konnte, das Biró 1896 auf Neu-Guinea (Berlinhafen, Insel Seleo [Sainson]) gefunden hat, durch die Benennung der *f. minor* als „*Schizaea Birói*“ Ausdruck verliehen.

Ich selbst habe *Sch. Birói* auf Ambon gesammelt. Sie wuchs dort in den stark von *Agathis alba* durchsetzten Wäldern auf den Höhen zwischen dem Orte Ambon und Rutung in einer Höhe von etwa 300 m über dem Meeresspiegel, in denen auch *Sch. dichotoma* als Bodenpflanze ziemlich zahlreich vorhanden war. Dagegen trat *Sch. Birói* ausschließlich auf morschen, auch stark von Moosen bewachsenen Baumstämmen auf, womit folgende, von Richter (5, S. 220) mitgeteilte Angabe Birós in Einklang steht: „Wächst in den kleinen übrig gebliebenen Urwäldern auf Koralleninseln, an dichten schattigen Plätzen, auf ganz vermoderten umgestürzten Baumstämmen.“ Die Pflanze scheint also an humoses organisches Substrat gebunden zu sein.

Die geringe Größe von *Sch. Birói* im Vergleich zu *Sch. dichotoma* kommt in Fig. 1, in welcher von beiden Arten Exemplare mittlerer

Dimensionen nebeneinandergestellt sind, drastisch zum Ausdruck. Von den Biróischen Pflanzen maß nach Richter (5, S. 229) die größte 15 cm, die kleinste, aber bereits voll entwickelte nur 5 cm. Im Zusammenhang damit steht die geringe Verzweigung der Blattfläche, an der meist bloß 3—4, mitunter sogar nur 2 Zipfel vorhanden sind. An der Pflanze Fig. 1 Mitte hat sich jeder Zipfel noch einmal gegabelt.



Fig. 1. *Schizaea dichotoma* (rechts) und *Schizaea Birói* (links), im selben Verhältnis verkleinert.



Fig. 2. *Schizaea digitata* (links) und *Schizaea spirophylla* (rechts), im selben Verhältnis verkleinert.

Auch die Zahl der Sorophorzipfel ist bedeutend geringer als bei *Sch. dichotoma* und endlich ist die Kleinheit der (bohnenförmigen) Sporen hervorzuheben, die nach Richter (5, S. 237) bei *Sch. dichotoma* 0,036—0,044 mm, bei *Sch. Birói* aber bloß 0,028—0,032 mm lang sind.

Jedoch sind in all diesen Merkmalen Übergänge zu *Sch. dichotoma* vorhanden, welche eher für Cesatis Auffassung als für selbständigen

Artcharakter der Pflanze sprechen. Was dagegen spricht, ist die Tatsache, daß an den Exemplaren von Sch. Birói, wie Beccari und Biró (vgl. Richter 5, S. 229) versichern und ich bestätigen kann, niemals sterile Blätter auftreten. Es kann sich also auch nicht, wie Boodle (2, S. 526) meint, um bloße junge Pflanzen von Sch. *dichotoma* handeln, an der den fertilen Blättern regelmäßig zahlreiche sterile Blätter vorausgehen. Zum mindesten liegt also eine neotone Ausbildung von Sch. *dichotoma* vor.



Fig. 3. *Schizaea spirophylla*. I Pflanze mit 3 Blättern. II Pflanze mit nur einem Blatt. III Oberer Teil eines Blattes mit den 3 Sorophorzipfeln. I, II nat. Gr., III $2\frac{1}{2}$ fach vergr.

An derselben Lokalität wie Sch. Birói, ebenfalls auf morschen Baumstämmen zwischen Moosen, fand ich eine andere zwergige Schizaea, auf die ich schon einmal kurz hingewiesen habe (6, S. 171). Sie fiel mir besonders durch ihre im übrigen ebenfalls stets fertilen einfachen, stark spiralig gewundenen Blätter auf. Genauere Beobachtung lehrte, daß sie in den Formkreis der Sch. *digitata* Sw. gehört und zu dem Typus dieser Art sich ähnlich verhält wie Sch. Birói zu Sch. *dichotoma*. Sie sei ihrer eigenartig gewundenen Blätter wegen als „*Schizaea spirophylla*“ bezeichnet (Fig. 3).

Mit Sch. *digitata* stimmt Sch. *spirophylla* vor allem überein in der Beschaffung der Sorophore und der Sporen. Letztere haben

dieselbe Gestalt und Ornamentierung des Exosporis wie die Sporen von Sch. *digitata*, von denen Prantl (4, S. 133) sagt „tenuiter spiraliter striatae“, d. h. es sind im Gegensatz zu Sch. *penicillata* Kunth mit ihren längsgestreiften Sporen die Exosporstreifen gewunden. Dasselbe gilt von Sch. *spirophylla*, nur sind die Sporen, die 0,035 mm lang und 0,022 mm breit sind, kleiner als bei Sch. *digitata*, wo sie eine Länge von 0,047 mm und eine Breite von 0,028 mm erreichen.

Übereinstimmung mit Sch. *digitata* herrscht ferner im Bau der Sorophorfiedern. Es sind nämlich in deren Mitte zwei Reihen von

Sporangien zu beiden Seiten der Rippe vorhanden, die nach Basis und Spitze der Lacinien in eine einzige Reihe übergehen. Wie Prantl (4, S. 45) gezeigt hat, handelt es sich bei *Sch. digitata* um eine scheinbar zweireihige Anordnung; die Sporangien stehen „so dicht gedrängt, daß sie sich seitlich ausweichen, und zwar gewöhnlich in ziemlich regelmäßiger Alternation nach innen und außen“. Dasselbe trifft für *Sch. spirophylla* zu.

Unterschieden ist *Sch. spirophylla* von *Sch. digitata* vor allem durch ihre geringe Größe, die aus Fig. 2 hervorgeht, wo beide Pflanzen nebeneinander gestellt sind. Die Blätter werden meist nur 7—8 cm lang; nur selten treten Pflanzen auf, an denen sie bis zu 18 cm messen. Damit steht im Zusammenhang die geringe Länge und Zahl der Sorophorfiedern. Für *Sch. digitata* werden deren 5—17 angegeben, am häufigsten treten wohl 10—12 auf. Bei *Sch. spirophylla* dagegen sind höchstens 3, nicht selten sogar bloß 2 oder 1 vorhanden. Ihre Länge beträgt 5—17 mm (selten bis zu 35 mm), bei *Sch. digitata* nach Prantl (4, S. 133) 35—45 mm.

Die spirale Windung der Blätter, die für *Sch. spirophylla* so charakteristisch ist, fand ich für *Sch. digitata* nirgends erwähnt und abgebildet. Ebenso wenig gelang es mir eine solche an Herbarpflanzen zu beobachten, an denen man höchstens die Feststellung machen kann, daß die Lamina tordiert ist, ohne daß ihre Achse in Windungen gelegt wäre wie bei *Sch. spirophylla*.

Schon aus diesen Tatsachen geht hervor, daß es sich in *Sch. spirophylla* nicht um eine bloße Zwergform von *Sch. digitata* handeln kann. Dies wird noch deutlicher, wenn wir die Blattanatomie beider Pflanzen miteinander vergleichen.

Bei *Sch. digitata* zeigt das Blatt in seiner Mitte die aus Fig. 4 I ersichtliche Querschnittsform, an der besonders das starke Hervortreten der Mittelrippe auf der Unterseite in die Augen springt. Sie ist unter der Epidermis (Fig. 5 I) von einer 2—3 fachen Lage sklerenchymatischer

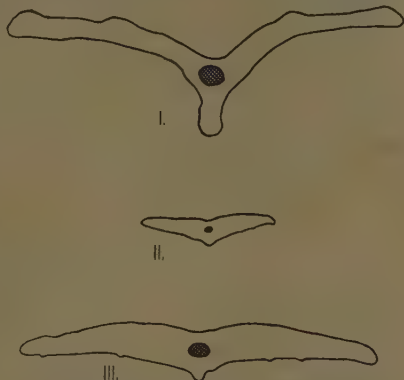


Fig. 4. Blattquerschnitte. I *Schizaea digitata*; II *Schizaea spirophylla*, kleinblättrige Form; III *Schizaea spirophylla*, größere Form. Leitbündel schraffiert. Vergr. 15fach.

Zellen ausgesteift, die in ähnlicher Form auch unter den Blatträndern vorhanden sind. Die Haare, die auf der Blattlamina auftreten, stehen an der jungen Blattspitze dicht beisammen und hüllen den Vegetationspunkt ein. Beim Streckungswachstum rücken sie auseinander und

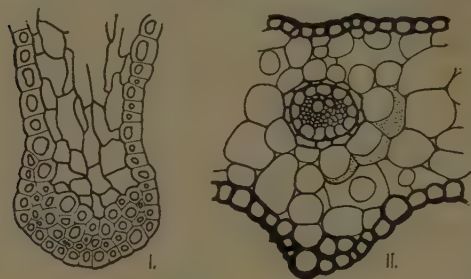


Fig. 5. I *Schizaea digitata*, Rippe der Blattunterseite im Querschnitt. II *Schizaea spirophylla*, Querschnitt durch den mittleren Teil des Blattes mit Rippe auf der Unterseite. Vergr.

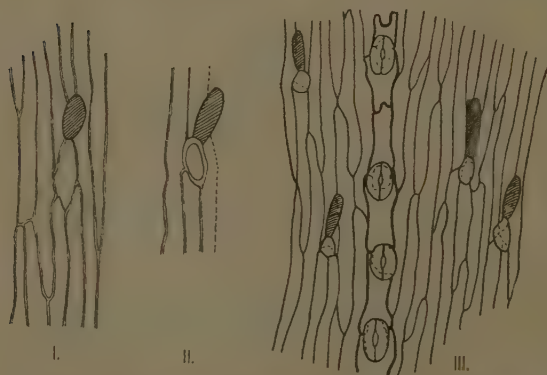


Fig. 6. I. II *Schizaea digitata*, Epidermis der Blattunterseite mit Schleimhaaren (Drüsenzellen schraffiert). III *Schizaea spirophylla*, Stück der Epidermis der Blattunterseite mit Spaltöffnungsreihe und Schleimhaaren (Drüsenzellen schraffiert). Vergr. 90fach.

finden sich schließlich zerstreut auf der Blattfläche. Sie bestehen aus einer etwas gestreckten Fußzelle, der eine Drüsenzelle aufsitzt (Fig. 6 I, II).

Diese Haare sind auch auf den Blättern von *Sch. spirophylla* vorhanden, wo aber ihre Fußzelle weniger gestreckt und ihre Endzelle verlängert erscheint (Figur 6 III). Doch handelt es sich dabei um

keine durchgreifenden Unterschiede. Solche bestehen hingegen in der Querschnittsform der Lamina und ihrer Ausstattung mit subkostalen Sklereiden.

Der Blattquerschnitt (Fig. 4 II) ist gegenüber *Sch. digitata* gekennzeichnet durch das geringe Hervortreten der Mittelrippe, ein Merkmal, das nicht mit der

Kleinheit der Blätter zusammenhängt; denn auch an stärkeren Pflanzen mit Blättern von annähernd derselben Breite wie bei *Sch. digitata* haben diese dieselbe Querschnittsform (Fig. 4 III). Die Verstärkung der Rippe durch hypodermale Sklerenchymzellen ist hier unbedeutend. Wie aus Fig. 5 II hervorgeht, sind nur ganz wenige (2—3) solcher Zellen vorhanden.

Wir kommen also zu der Überzeugung, daß in *Sch. spirophylla* nicht eine bloße Zwergform von *Sch. digitata* vorliegen kann. Sie weicht von letzterer, trotz des Besitzes wesentlich übereinstimmender Merkmale, vor allem in der schraubigen Windung der Blätter und der Beschaffenheit des Blattquerschnittes ab, an dem man die Pflanze unschwer von *Sch. digitata* unterscheiden kann, ganz zu schweigen von ihrer Kleinheit und der geringen Zahl der Sorophorfiedern.

Diagnose.

Schizaea spirophylla W. Troll, nov. spec. Rhizoma caespitosum, apice pilis fuscis vestitum. Folia omnia fertilia, 7—8 (18) cm longa, conspicue tortuosa, lamina late triquetra, costa vix prominente, cellulis costae hypodermalibus sclerenchymatosis paucis, pilis bicellularibus sparsis. Sorophora illis *Sch. digitatae* similia, sed minora; laciniae 1—3, 5—17 (35) mm longae. Sporae spiraliter striatae, 0,035 mm longae et 0,022 mm latae.

Crescit una cum *Schizaea Biróii* A. Richt. in silvis peninsulae Leitimor (Ambon), in truncis putridis inter muscos.

Literaturverzeichnis.

1. Beccari, O., Malesia. 3. Bd. Firenze-Roma 1886—1890.
 2. Boodle, L. A., Comparative Anatomy of the Hymenophyllaceae, Schizaeaceae and Gleicheniaceae. IV. Further observations on *Schizaea*. Ann. of Bot. **17**, 511 (1903).
 3. Cesati, V., Felci e specie nei gruppi affini raccolte a Borneo dal Signor Odoardo Beccari. Atti della R. Acad. delle scienze fisiche e matematiche di Napoli **7**, 32 (1878).
 4. Prantl, K., Untersuchungen zur Morphologie der Gefäßkryptogamen. II. Heft. Die Schizaeaceen. Leipzig 1881.
 5. Richter, A., Phylogenetisch-taxonomische und physiologisch-anatomische Studien über *Schizaea*. Mathemat. u. Naturwiss. Berichte aus Ungarn **30**, 214 (1912).
 6. Troll, W., Botanische Mitteilungen aus den Tropen. I. Über *Hymenophyllum* Dum. und seine Verbreitung im indomalayischen und australen Florenreich. Flora **125**, 155 (1930).
-

XI. Fertilität auf dem Jugendstadium bei *Gleichenia vulcanica* Bl.

Mit 4 Abbildungen im Text.

Gleichenia vulcanica Bl. ist eine charakteristische Hochgebirgspflanze der Großen Sunda-Inseln, wo sie, wie auch ihr Speziesnamen zum Ausdruck bringt, besonders auf den hohen Vulkanen vorkommt. In dieser Hinsicht ist sie nächstverwandt der *G. alpina* R. Br. von Tasmanien und Neuseeland, mit der sie von Hooker and Baker (3, S. 12) vereinigt und als var. *alpina* zu *G. dicarpa* R. Br. gestellt wird.



Fig. 1. *Gleichenia vulcanica*, junge Pflanze mit Primärblättern. Sumatra 1929. Verkl.

Sie ist aber sowohl von letzterer wie von *G. alpina* hinreichend verschieden, um als selbständige Art geführt zu werden. Auch ihre auf den malayischen Archipel beschränkte Verbreitung sichert ihr eine Sonderstellung.

Der Unterschied zwischen den erwähnten drei Arten beruht hauptsächlich auf der Beschaffenheit der Haare bzw. Schuppen, mit denen der Stiel und die Rhachis von Blättern und Fiedern besetzt sind. Bei *G. dicarpa* ist diese Beschuppung nur sehr dürtig. An dem Material, das mir vorliegt (gesammelt auf Sumpfgelände bei Sidney, Marsubray-Bay), treten vor allem wenigzellige, peltate Schuppen auf, deren Randzellen zu längeren Wimpern auswachsen. Selten erfährt die Schuppen-

fläche eine Streckung oder entsteht an ihrer Statt ein Zellfaden, der in zwei Wimpern ausläuft.

Für *G. alpina* und *G. vulcanica* hat auf den Unterschied in der Beschuppung schon Mettenius (4, S. 47) aufmerksam gemacht: „paleae petiolum, rachem et segmenta infra e basi ad apicem obtegentes ovatae, obtusae, breviores ac latiores quam in *G. vulcanica*“. Danach sind also die Schuppen von *G. alpina* zwar kürzer, aber breiter als bei *G. vulcanica*. Auch im einzelnen gewähren sie ein etwas abweichendes Bild. So sind die größeren unter ihnen breit-schildförmig, während bei *G. vulcanica* die Ansatzstelle der Basis genähert ist. Bei dieser sind auch alle Übergänge von den großen Wimper- zu den kleinen Stachel-schuppen vorhanden. Trotzdem letztere bei beiden Arten sich ziemlich ähnlich sehen, dürfte es unschwer möglich sein, auf Grund der Schuppenform die beiden Arten voneinander zu unterscheiden.

Ich hatte während meines Tropenaufenthaltes Gelegenheit, *G. vulcanica* in Nordsumatra auf dem Vulkan Sibajak, und zwar dessen Nordgipfel (Dolok Sipintu), zu sammeln. Sie wuchs dort in einer Höhe von ca. 2100 m in Gesellschaft einer Gebirgsform von *Gleichenia linearis* (Burm.) Clarke und einigen kleinen *Trichomanes*-Arten, insgesamt in der

besonders aus Ericaceen bestehenden Buschvegetation, wie sie die höheren Berggipfel der Sunda-Inseln allgemein bekleidet. Von den javanischen Vulkanen erwähnt Raciborski (5, S. 10) als charakteristische Begleitpflanzen *Gnaphalium*-Bäumchen.

Die Blätter von *G. vulcanica* sind anfänglich einfach gegabelt, d. h. sie entwickeln zwei starke Basalfiedern, zwischen denen der Endteil der Spreite sich zunächst als Blattknospe befindet (Fig. 3). Diese treibt aber später aus und liefert nach einem Stück Rhachis, welche den Blattstiel fortsetzt, abermals ein Fiederpaar. Aus der zwischen

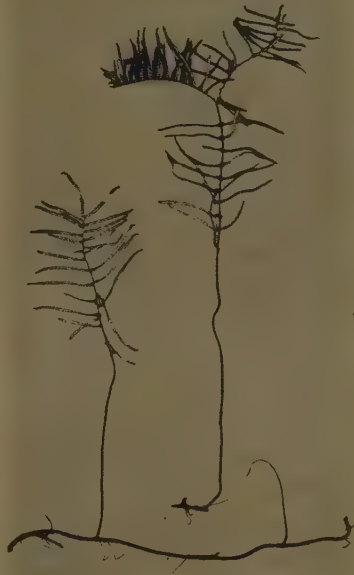


Fig. 2. *Gleichenia vulcanica*, Primärblätter. Verkl.

diesem befindlichen Endknospe entsteht dann gewöhnlich noch ein drittes Paar von Fiedern, womit die Spreitenentwicklung in der Regel ihr Ende findet (Schema Fig. 4, I). Die Fiedern 1. Ordnung sind entweder einfach verzweigt oder aber es wiederholt sich an ihnen, wie bei anderen *Gleichenia*-Arten, der Verzweigungsmodus des ganzen Blattes, indem nach einem stielartigen Abschnitt ein Fiederpaar 2. Ordnung und

darauf wiederum eine Blattknospe gebildet wird. Diese „Gabelung“ findet gewöhnlich nur am untersten Fiederpaar statt (Schema Fig. 4, I).

Eine junge Pflanze von *G. vulcanica* stellt Fig. 1 dar. Aus dem im Boden kriechenden dünnen Rhizom entspringen Primärblätter. Sie sind zum Unterschied von den Folgeblättern nicht „gabelt“, sondern besitzen, wie bei anderen *Gleichenia*-Arten, eine einfach-gefiederte Spreite, deren Segmente im übrigen genau so gestaltet sind wie an den späteren Blättern, d. h. es sind die Fiederabschnitte 2. Ordnung stark kukullat entwickelt (Fig. 4, II).

Zwischen den Primär- und Folgeblättern treten gelegentlich Übergangsformen auf (Fig. 2 rechts). Diese Blätter tragen zunächst Primärblattcharakter, und erst nachdem 10—12 Paare Primärblattfiedern gebildet sind, entstehen zwei starke Folgeblattfiedern, zwischen denen

die Spitze der Blattspreite als Knospe erhalten bleibt. Diese Blattform erinnert an die Verhältnisse bei *Gleichenia flabellata* Br. und verwandten Arten, bei denen die „Segmente“ über die Verzweigungen bis zur ersten Teilung der Blattspreite herablaufen (Christ, 1, S. 340).

Christ (2, S. 279) bildet ein Exemplar von „*Gl. dicarpa* var. *vulcanica*“ vom Gedeih auf Java ab, an dem sowohl einfache Primärblätter wie ein- und mehrfach gefiederte Folgeblätter vorhanden sind, ohne allerdings dieser Tatsache Aufmerksamkeit zu schenken.



Fig. 3. *Gleichenia vulcanica*. Rhizom mit zwei Folgeblättern, die je 1 Paar Fiedern 1. Ordnung entwickelt haben. Zwischen diesen die Blattknospe. Verkl.

An dem schon erwähnten Standort von *G. vulcanica* auf dem Sipintu stieß ich zuerst auf Jugendformen, wie eine in Fig. 1 abgebildet ist. Da an den Blättern zahlreich Sporangien (zwei an jeder Fieder) vorhanden waren, glaubte ich anfänglich eine besondere Form in Händen zu haben, bis mich das Auffinden von Pflanzen mit Folgeblättern davon überzeigte, daß ich es mit einem fertilen Jugendstadium zu tun hatte. Bei weiterer Verfolgung der Angelegenheit stellte sich heraus, daß an dem betreffenden Standort die Fertilität der Primärblätter eine ganz regelmäßige Erscheinung war. Dasselbe Verhalten zeigen Exemplare von *G. vulcanica* im Münchener Staatsherbarium, die Elmer 1909 auf den Philippinen (Mt. Apo, Mindanao) gesammelt hat, und ich möchte auf diese Beobachtung die Vermutung gründen, daß *G. vulcanica* ganz allgemein schon auf dem Jugendstadium zur Fertilität übergeht, was nicht heißen soll, daß sämtliche Primärblätter einer Pflanze Sporangien hervorbringen. Wenn also nach freundlicher

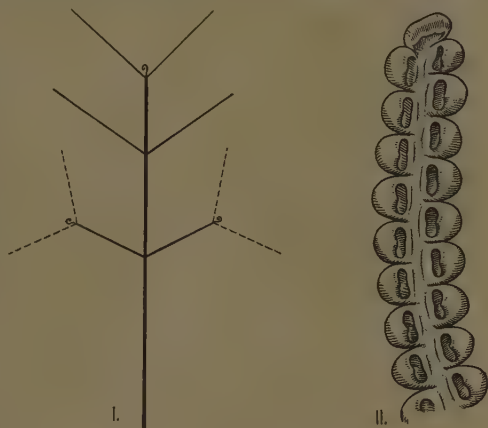


Fig. 4. *Gleichenia vulcanica*. I Schema der Blattverzweigung. II Fieder 2. Ordnung mit ihren kukullaten Segmenten, von der Unterseite. Vergr. 5fach.

Mitteilung von Herrn Dr. Reimers im Berliner Botanischen Museum ein Philippinenexemplar mit sterilen Primärblättern liegt, so ist das eine Beobachtung, die zunächst auf die betreffenden Blätter beschränkt bleiben muß.

Weitere Nachforschungen müssen lehren, ob auch bei *G. alpina* schon an Jugendpflanzen Fertilität sich einstellt oder ob darin eine Eigentümlichkeit von *G. vulcanica* vorliegt.

Literaturverzeichnis.

1. Christ, H., Die Farnkräuter der Erde. Jena 1897.
2. — Die Geographie der Farne. Jena 1910.
3. Hooker, W. J. and Baker, J. G., Synopsis Filicum. London 1868.
4. Mettenius, G., Filices praesertim indicae et japonicae. Ann. Mus. Bot. Lugduno-Batavi, herausgeg. von F. A. G. Miquel 1, 46 (1863—1864).
5. Raciborski, M., Die Pteridophyten der Flora von Buitenzorg. Flore de Buitenzorg, publiée par le Jardin Botanique de l'État, 1. Leiden 1898.

XII. *Camptostemon* *Schultzii* Mast. und *Camptostemon philippinensis* (Vid.) Becc. als neue Vertreter der austral-asiatischen Mangrovevegetation.

Mit 6 Abbildungen im Text und Tafel XII.

Einleitung.

Trotz gründlicher Durchforschung der altweltlichen Mangrovevegetation blieb bis heute unbekannt, daß zu ihr auch die Arten der Bombacaceengattung *Camptostemon* Mast. gehören, baumartige Gewächse von mäßig hohem Wuchs, die einen kurzen Stamm und eine meist verlängerte Krone besitzen. Aus den spärlichen bisherigen Mitteilungen über das Vorkommen dieser Pflanzen konnte man lediglich entnehmen, daß es sich um Bewohner sumpfiger Küstengebiete handeln müsse; wenigstens wächst *C. philippinensis* (Vid.) Becc. nach Vidal (11, S. 211) „in littoribus limosis“, eine Angabe, die bei Bakhuizen van den Brink (2, S. 245) wiederkehrt, wenn es heißt „in maritimis occursens“. Für *C. Schultzii* Mast. fehlen auch solche notizartige Bezeichnungen des Standortes, aus denen allenfalls zu erkennen wäre, daß die Pflanze mit den übrigen Bäumen der östlichen Mangrove den Lebensraum und die eigenartigen Lebensbedingungen teilt.

Von den beiden Arten der Gattung konnte ich während meines Aufenthaltes auf den Molukken und Aru-Inseln *C. Schultzii* genauer studieren, wobei sich herausstellte, daß die Pflanze auch eigentümliche epigäische Wurzelorgane entwickelt, die denen anderer Mangrovegewächse analog, wenn auch in keiner Weise mit ihnen identisch sind. Darauf habe ich schon an anderer Stelle kurz hingewiesen (10, S. 315). Es ist mir nicht zweifelhaft, daß oberirdische Wurzelorgane von derselben oder doch einer sehr ähnlichen Form auch bei *C. philippinensis* auftreten, da beide Arten einander in jeder Hinsicht außerordentlich nahestehen.

Im folgenden soll zunächst ein kurzer Überblick über die Systematik der Gattung gegeben und ihre Verbreitung nach dem derzeitigen Stand unserer Kenntnisse festgelegt werden. Im Anschluß daran wird die Morphologie der Wurzelknorren zu schildern und auf einige anatomische Eigentümlichkeiten hinzuweisen sein.

Was die Embryoentwicklung anlangt, so zeigt *Camptostemon* ebensowenig wie einige andere Mangroven (*Sonneratia*, *Xylocarpus*) Andeutungen von Viviparie. Die Kotyledonen sind ziemlich groß, wie

bei anderen Bombacaceen gefaltet und um das etwas verlängerte Hypokotyl geschlagen. Kotyledonen und Hypokotyl führen schon in der Frucht Chlorophyll. Der Embryo bleibt bis zur Keimung innerhalb der Frucht. Auch von den jungen Pflanzen ist nichts Bemerkenswertes zu berichten, so daß sich das ganze Interesse, das die Pflanze bietet, zunächst auf die Wurzelknorren und ihre Entstehung konzentriert.

Noch sei ein Hinweis darauf angebracht, daß es sich in *C. Schultzii* um eine Pflanze von sehr zerstreutem Vorkommen handelt, die (etwa zum Unterschied von *Rhizophora*) fast nie gesellig wächst, sondern vereinzelt zwischen anderen Angehörigen der Mangrovevegetation zu stehen pflegt. Dasselbe wird von Vidal (11, S. 211) für *C. philippinensis* erwähnt („non frequens“).

I.

Die Gattung *Camptostemon* wurde von Masters in Hookers *Icones plantarum* (4, S. 18) und seinem „*Monographic sketch of the Durioneae*“ (6, S. 495) auf Grund von Material aufgestellt, das Schultz in Nordaustralien (Port Darwin) gesammelt hatte. Die einzige ursprünglich bekannte Art erhielt nach dem Sammler den Namen *C. Schultzii* Mast¹⁾.

1885 erschienen sodann Vidals „*Phanerogamae Cumingianae Philippinarum*“, in denen die neue Gattung *Cumingia* mit der einzigen Art *C. philippinensis* Vid. beschrieben wurde, unter Hinzufügung folgender Bemerkung: „*Nuestro género es muy parecido al Camptostemon de Masters*“.

1) Als eigentlicher Autor der Gattung und Art hat wohl Ferd. von Mueller zu gelten. Wie mir Herr Prof. Dr. E. Ulbrich freundlicherweise mitteilt, liegt im Berliner Botanischen Museum Material (steriler Zweig und Blätter), das Baron Ferd. von Mueller am Victoria-River (Nordaustralien) gesammelt hat. „Dieses Material trägt die Bezeichnung ‚*Camptostemon Schultzii* F. v. M.‘ und ‚*me ipso lectus*‘ von der Hand von Muellers; die angegebene Jahreszahl ist verbessert und undeutlich ‚1885‘, so daß es auch ‚1855‘ heißen könnte. Da wir (vgl. I. Urban, Geschichte des Kgl. Botan. Museums, S. 377) Dupla von F. v. Mueller in den Jahren 1853 bis 1896 erhielten, könnte die Jahreszahl 1855 richtig sein. In diesem Falle wäre das von F. v. M. gesammelte Exemplar das ältere und auch sein Name als Autor der ältere, aber nicht veröffentlichte Manuskriptname, den dann Masters 1872 übernommen hätte. Da die Jahreszahl aber auch 1885 heißen könnte, bleibt die Sache unentschieden. Die Sammlung von F. v. Mueller enthält verschiedene, nicht von ihm veröffentlichte Manuskriptnamen.“

Daß tatsächlich die Jahreszahl 1855 die zutreffende ist, geht daraus hervor, daß F. v. Mueller in seinem 1882 veröffentlichten „*Census of Australian Plants*“ (7, S. 15) *Camptostemon Schultzii* aufführt unter Hinweis auf Masters Beschreibung von 1876 (1872). Er hätte also schwerlich 1885 noch geschrieben „*Camptostemon Schultzii* F. v. M.“. Da F. v. Mueller aber Masters als Autor anerkannt hat, wird er wohl auch besser als solcher beibehalten.

Aus der nahen Verwandtschaft von *Camptostemon* und *Cumingia* hat schließlich Beccari (3, S. 273) die Folgerung gezogen, die Gattung *Cumingia* überhaupt aufzugeben und *Cumingia philippinensis* Vid. als *Camptostemon philippinense* Becc. mit der Gattung *Camptostemon* zu vereinigen, der er in *C. aruense* Becc., gesammelt auf den Aru-Inseln, eine dritte Art hinzufügte. Jedoch steht diese dem *C. Schultzii* so außerordentlich nahe, daß Bakhuizen van den Brink in seinem Bombacaceenstudien (1, S. 218; 2, S. 245) sie mit letzterem vereinigt aufführt. Im übrigen erkennt er Beccaris Zusammenziehung von *Camptostemon* und *Cumingia*, die bei Schumann (8, S. 67) noch als zwei Gattungen geführt werden, an, so daß nach ihm die Gattung *Camptostemon* aus den beiden Arten *C. Schultzii* Mast. und *C. philippinensis* (Vid.) Becc. besteht, die vor allem in der Gestalt und Beschuppung der Laubblätter sich unterscheiden:

- a) Folia elliptica, supra glabra 1. *C. Schultzii* Mast.
- b) Folia obovato-oblonga, vel oblongo-lanceolata, supra dense
lepidota 2. *C. philippinensis* (Vid.) Becc.

Was die Verbreitung der beiden *Camptostemon*-Arten anlangt, so läßt sich ganz allgemein sagen, daß *C. philippinensis* vor allem auf den Philippinen (Luzon) vorkommt. Bei Bakhuizen van den Brink (2, S. 245) sind aber auch Fundorte aus Süd-Borneo und Süd-Celébes erwähnt (Sungai Tajib, prope Pulau Laut; Pulau Kabaéna) und im Münchener Herbarium liegt Material aus Nord-Celébes (ohne nähere Bezeichnung des Fundortes). Es kann also kaum ein Zweifel bestehen, daß der Baum im gesamten Küstengebiet der Philippinen, von Celébes und Ost-Borneo zu Hause ist.

C. Schultzii war ursprünglich nur von Port Darwin (Nord-Australien) bekannt. F. v. Mueller hat die Pflanze 1855 (bzw. 1885¹⁾) auch am Viktoria-River (Nord-Australien) gesammelt (Mus. bot. Berol.) und durch Beccari wurde sie für die Aru-Inseln festgestellt (*C. aruensis* Becc. = *C. Schultzii* Mast.), von wo sie wahrscheinlich auf Neu-Guinea übergreift. Sie reicht aber auch weiter nach Westen, als bisher anzunehmen war. Denn ich habe sie ebenfalls auf den beiden Molukkeninseln Ambon und Saparua wiederholt in schönen Exemplaren beobachtet, deren Merkmale vollkommen mit denen jener Exemplare übereinstimmten, die mir in den Mangrovegebieten im Osten der Aru-Inseln entgegentraten.

Diese aus Literatur, Herbarien und in der Natur ermittelten Standorte von *C. Schultzii* und *C. philippinensis*, die sich, wenn den Pflanzen

1) Vgl. Anm. 1 auf S. 349.

erst einmal erhöhte Aufmerksamkeit geschenkt wird, noch ganz beträchtlich vermehren werden, sind in die Skizze Fig. 1 eingetragen. Das Gesamtverbreitungsgebiet der Gattung erstreckt sich nach ihr von Nord-Australien einerseits nach Neu-Guinea hin, andererseits über die Molukken nach Borneo und den Philippinen. Daß eine der beiden Arten auf den großen Sunda-Inseln und an den südasiatischen Küsten aufgefunden wird, halte ich für äußerst unwahrscheinlich; dagegen ist es nicht ausgeschlossen, daß *C. Schultzii* auf Timor und der umliegenden Inselwelt noch auftaucht. Gänzlich unbestimmt ist die Verbreitungsgrenze im Osten, die deshalb in Fig. 1 auch unterbrochen gezeichnet



Fig. 1. Verbreitung der Gattung *Campostemon* im austral-asiatischen Gebiet.
Schwarz: *C. Schultzii*; schraffiert: *C. philippinensis*.

ist. Man darf wohl mit ziemlicher Sicherheit annehmen, daß Neu-Guinea, vielleicht auch Melanesien, noch in das Areal der Gattung einzubeziehen ist.

II.

Die Bildung der knorrenartigen Auswüchse an den Wurzeln von *Campostemon Schultzii* ist einigermaßen dem Zustandekommen der epigäischen Wurzelorgane von *Bruguiera*, über die schon an anderer Stelle berichtet wurde, vergleichbar. Jedoch zeigt das sekundäre Dickenwachstum, vor allem die Bildung des Holzkörpers, nicht die auffallende Abhängigkeit vom Medium, die bei sämtlichen *Bruguiera*-Arten festzustellen ist.

Junge Pflanzen von *C. Schultzii* besitzen eine senkrecht in den Boden hineinwachsende pfahlartige Hauptwurzel und an dieser zahlreiche Nebenwurzeln, die annähernd senkrecht von der Pfahlwurzel abzweigen. Von ihnen wachsen namentlich die unmittelbar unter dem Bodenhorizont befindlichen stark heran und werden zu verlängerten, horizontal streichenden „Strangwurzeln“, wie sie auch für *Sonneratia* und *Bruguiera* zu schildern waren.

Die Strangwurzeln verlaufen stets nur in geringer Bodentiefe, weshalb sie vom Wellenschlag auch häufig bloßgelegt werden.

An hinreichend erstarkten Strangwurzeln wendet sich die Spitze in gewissen Abständen zur Bodenoberfläche empor, um, wenn sie diese erreicht hat, sich wieder in den Boden zurückzuwenden. Sie wächst dann entweder in der gleichen Bodentiefe, aus der sie kam, weiter oder steigt tiefer in das Substrat hinab bzw. lenkt schon über dem ursprünglichen



Fig. 2. *Campostemon Schultzii*, junges Wurzelknie.
 $\frac{2}{5}$ nat. Gr.

Wachstumshorizont wieder in die horizontale Richtung ein. Auf jeden Fall entstehen auf diese Weise Wurzelknie, wie sie ähnlich für *Bruguiera* zu schildern waren. Nur sind diese hier nicht so stark gekrümmt, wie es bei den Arten genannter Gattung stets zu beobachten ist.

Die Kniee der Strangwurzeln sind nun die Stellen, an denen auch die knorrenartigen Auswüchse entstehen, welche in der Umgebung der *Campostemon*-Bäume meist zahlreich aus dem Boden hervorragen und durch ihre unregelmäßige Gestalt besonders auffallen, so daß ihre Nichtbeachtung durch einen Forscher wie Beccari überraschen muß (Taf. IV A). Das Bild Taf. IV B zeigt ein Exemplar von *C. Schultzii*, dessen Wurzelstränge durch den Wellenschlag bloßgelegt sind. Man sieht daran teilweise riesige Knorren (mit \times bezeichnet), die geradezu den Eindruck pathologischer Wucherungen machen.

Ein Wurzelknie im Beginn der Knorrenbildung zeigt Fig. 2. Die Neubildung ragt bereits über die Bodenoberfläche auf, was man unter anderem daran erkennen kann, daß an ihr Lentizellen

(weiße Punkte) aufgetreten sind. Ein fortgeschritteneres Stadium ist in Fig. 3 dargestellt, an das sich die Form des Knorrens in Fig. 4 anschließt. Der epigäische Auswuchs hat hier bereits eine Höhe von ca. 6 cm erreicht und ist mit zahlreichen großen Lentizellen bedeckt.

Bis hierher stellt der Knorren eine einfache höckerförmige Erhebung des Wurzelkörpers dar. Dies ändert sich in der Folge zumeist, indem das Wachstum unregelmäßig wird

und mehr oder minder zahlreiche Auswüchse in Erscheinung treten, die selbständig fortwachsen und den älteren Knorren ihr abenteuerliches



Fig. 3. *Camptostemon Schultzii*, junger Knorren an einem Wurzelknie. $\frac{4}{5}$ nat. Gr.



Fig. 4. *Camptostemon Schultzii*, junger Knorren an einem Wurzelknie. Die weißen Punkte sind Lentizellen. $\frac{2}{3}$ nat. Gr.

Aussehen verleihen (Fig. 5). Die jüngeren Teile solcher verzweigter Knorren sind ebenfalls mit zahlreichen Lentizellen versehen, während in den älteren Teilen häufig Absterbeerscheinungen zu beobachten sind, die schließlich zur Zerstörung des ganzen Organs führen.

Für die Entstehung der Wurzelknorren ist die starke Förderung des sekundären Dickenwachstums des Holzkörpers auf der Oberseite der Wurzelkniee verantwortlich zu machen. Eine so eindeutige Abhängigkeit der Holzbildung vom Wachstumsmedium wie bei *Bruguiera* ist hier aber nicht vorhanden. Für *Bruguiera* war anzuführen (9, S. 94; 10, S. 370; vgl. auch Libau 5. S. 201), daß die Holzbildung an den im Boden befindlichen Teilen der Wurzeln stark gehemmt ist, aber dort eine sehr energische Zunahme erfährt, wo die Wurzel über den Boden tritt. Das aber ist der Fall auf der Oberseite der Wurzelkniee.

Bei *Camptostemon* kann von einer Beeinträchtigung der Holzbildung an den im Boden befindlichen Wurzelteilen kaum die Rede sein. Ebenso wenig ist ein eindeutiger Zusammenhang zwischen der Verstärkung des sekundären Dickenwachstums in den Knorren und dem Hervortreten der Wurzeln über den Boden zu erkennen. Vielmehr hat es den Anschein, als stünden Kniebildung der Wurzel und Förderung des Dickenwachstums auf der Konvexseite der Kniee in einer engeren Beziehung als bei *Bruguiera*, wo die Knorren erst sekundär an den Knien dadurch zustande kommen, daß letztere der Luft ausgesetzt sind. Hier haben aber bei *Camptostemon* noch weitere Untersuchungen einzusetzen.

Ferner ist bei *Bruguiera* merkwürdig die Bindung der Seitenwurzelentstehung an die Knorrenbasis (9, S. 97), d. h. die primären Seitenwurzeln, die ursprünglich an der ganzen Oberfläche der Strangwurzeln vorhanden sind, sterben später ab und werden durch sekundäre ersetzt, die aus der Basis der erstarkenden Knorren hervorgehen. Bei *Camptostemon* sind nur die primären Äste vorhanden. Eine nachträgliche Bildung von Seitenwurzeln an den Knorren unterbleibt und somit auch die interessante Differenzierung des Wurzelsystems, die bei *Bruguiera* zu beobachten ist.

Was endlich die Frage nach der biologischen Bedeutung der Wurzelknorren von *Camptostemon* anlangt, so ist schon aus dem Vorausgehenden zu entnehmen, daß ihnen die Funktion, Trägerorgane für die feineren Wurzeln (Nährwurzeln) des Baumes abzugeben, welche den Luftwurzeln von *Sonneratia* und den Wurzelknien von *Bruguiera* in so ausgesprochenem Maße zukommt, nicht zugeschrieben werden kann. Ich konnte *C. Schultzii* allerdings stets nur an Küsten beobachten, an

denen eine nennenswerte Sedimentation nicht stattfand und eher eine Tendenz zur Abrasion zu erkennen war. Für gänzlich ausgeschlossen möchte ich es also nicht halten, daß dort, wo infolge regerer Sedimentation die Wurzelknorren zunehmend ins Substrat geraten, aus ihrer

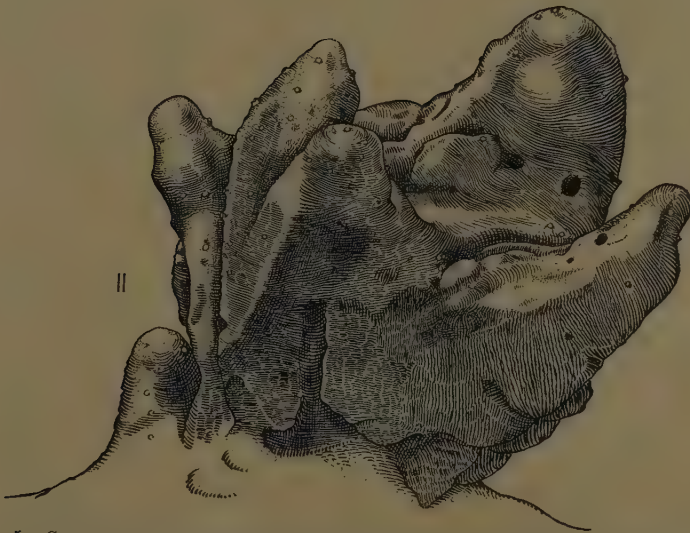


Fig. 5. *Campostemon* Schultzii. Alte Wurzelknorren mit zahlreichen Auswüchsen.
I $\frac{4}{5}$, II $\frac{1}{2}$ nat. Gr. (M. Zahn delin.).

Basis neue Wurzeln hervorgehen und sie selbst entsprechend in die Höhe wachsen.

Unabhängig davon aber vermögen die Knorren durch ihr von Tüpfeln durchsetztes Periderm vielleicht dem Gasaustausch zwischen der Atmosphäre und den im Boden befindlichen Teilen des Wurzelsystems zu dienen, wenn anders das Rindengewebe entsprechend interzellularenreich ist. Diese Frage wird im nächsten Abschnitt zu prüfen sein.

III.

Anatomisch bietet *Camptostemon Schultzii* mancherlei Besonderheiten. Es soll hier aber nur kurz auf jene Gewebe eingegangen werden, die beim Vergleich mit anderen Angehörigen der Mangrovevegetation von besonderem Interesse sind und deren Ausbildung für

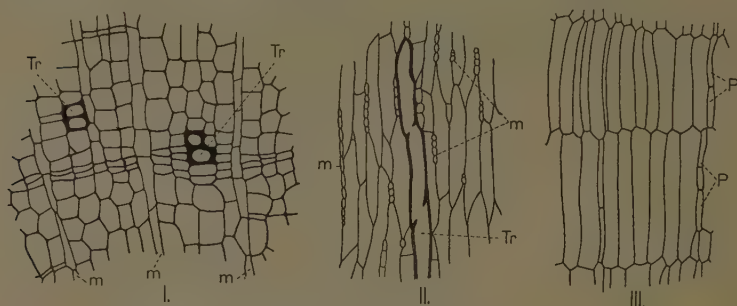


Fig. 6. *Camptostemon Schultzii*, Bau des Holzes (Wurzelholzes). I Querschnitt, II tangentialer und III radialer Längsschnitt. Tr Tracheen, M Markstrahlen, P Holzparenchymzellen. Stark vergr.

die Beurteilung der physiologischen Bedeutung der Wurzelknorren allenfalls entscheidend ist.

An erster Stelle ist die Beschaffenheit des Holzes zu erwähnen, das außerordentlich substanzarm und deshalb sehr leicht ist, so daß es die Eingeborenen der Molukken zur Herstellung von Bootsauslegern verwenden. Über seinen Bau geben die Schnittbilder der Fig. 6 Aufschluß. Auf den ersten Blick fällt daran die Gleichartigkeit der den Holzkörper konstituierenden Zellelemente auf. Zur Ausbildung von Gefäßen im strengen Sinne kommt es überhaupt nicht. Die dickwandigen Elemente, die sich einzeln oder in Gruppen bis zu acht auf einem Querschnitt durch den Holzkörper (Fig. 6, I) finden, sind Gefäße. Sie sind durch sehr deutliche Diaphragmen, die Reste der einstigen Querwände zwischen den Gefäßzellen, ausgezeichnet, wie be-

sonders Tangentialschnitte (Fig. 6, II) zeigen. Im übrigen besteht das Holz fast ausschließlich aus nur sehr schwach verholzten dünnwandigen Elementen, die den Holzfasern entsprechen dürften, aber nicht faserartig sich ausbilden, sondern in verlängert-parenchymatischer Gestalt sich darbieten und sehr regelmäßig in radialen Reihen angeordnet sind (Fig. 6, I und III). Ihre Wände sind mit zahlreichen Tüpfeln versehen. Auf dem Radialschnitt, Fig. 6, III, sind zwischen ihnen kleinere schmale Zellen vorhanden, die mit Holzparenchymzellen identisch sind. Auch die Markstrahlen, von denen das Holz durchsetzt ist (Fig. 6, I und II), seien noch kurz erwähnt.

Lehrreich ist ein Vergleich der Holzbildung von *Campostemon* mit der von *Rhizophora* und *Sonneratia*. Das *Rhizophora*-Holz hat fast die Beschaffenheit eines Eisenholzes, was namentlich von der enormen Wandverdickung der in großer Zahl vorhandenen Librifasern herrührt. Zwischen sie sind weitlumige Gefäße eingestreut, in deren Umgebung sich Tracheiden und Holzparenchymzellen feststellen lassen. Es handelt sich also um einen Holzbau, der mit dem von *Campostemon* aufs schärfste kontrastiert.

Eine Zwischenstellung nimmt *Sonneratia* ein. Ihr Holz ist zwar auch substanzarm, jedoch nicht in dem extremen Grade wie bei *Campostemon*. Es fallen in ihm vor allem die weitlumigen Gefäße auf, die in so großer Zahl vorhanden sind, daß ihnen gegenüber die anderen Bestandteile stark in den Hintergrund treten.

Es herrscht also bei den Mangroven trotz der einheitlichen Außenbedingungen in dieser Hinsicht dieselbe Vielgestaltigkeit, die wir auch in ihrer sonstigen Ausbildung, z. B. den verschiedenen Formen der epigäischen Wurzelorgane, beobachten.

Ein Unterschied zwischen Boden- und Luftholz, wie er für *Sonneratia* zu erwähnen war (10, S. 372, Anm. 1), ist bei *Campostemon* nicht nachweisbar.

Von Wichtigkeit ist ferner die Kenntnis der Wurzelrinde. Denn sie allein kommt für eine Gasbewegung zwischen den Knorren und den im Boden befindlichen Wurzeln in Frage. Für andere Mangroven, wie *Sonneratia*, *Bruguiera* und *Rhizophora*, ist bekannt, daß das Rindengewebe außerordentlich interzellularenreich ist, so daß man geradezu von einem kortikalen Aërenchym sprechen kann (10, S. 400). Außerdem ist bei ihnen, besonders bei *Sonneratia*, der Unterschied in der Ausbildung der Rinde der ober- und unterirdischen Teile des Wurzelsystems bemerkenswert. Die Luftrinde zeigt verengte, die Bodenrinde stark erweiterte Interzellularen. Auch darin verhält sich

Camptostemon abweichend. Ein Unterschied zwischen Luft- und Bodenrinde ist nicht zu erkennen, wie überhaupt sowohl das primäre wie das sekundäre Rindengewebe außerordentlich interzellularenarm ist. Die vorhandenen Interzellularen sind sehr klein, so daß man sich kaum vorstellen kann, daß durch sie ein lebhafter Gasaustausch sich vollzieht.

Das bei Beginn des sekundären Dickenwachstums von Stamm und Wurzeln sich bildende Periderm bleibt dauernd erhalten, wird also nicht von einer Borke abgelöst. Es wird von Lentizellen durchsetzt, die aber zahlreicher nur an den Wurzelknorren und der Stammbasis auftreten, soweit diese überflutet wird. An den im Boden befindlichen Wurzelteilen fehlen sie. Wird jedoch eine Bodenwurzel entblößt, so bilden sich auch an ihr Lentizellen. Aus all dem ergibt sich eine ähnliche Abhängigkeit der Lentizellenbildung von der gleichzeitigen Einwirkung der Luft und hoher Feuchtigkeit wie bei anderen Mangroven.

Wenn nun auch die Lentizellen an der Stammbasis und den epigäischen Wurzelknorren in großer Zahl vorhanden sind, so daß diese Teile wie weiß getüpfelt erscheinen, so bleibt ihre Gesamtfläche doch weit hinter der Oberfläche der ausgedehnten „Schälstellen“ an den Luftwurzeln von *Sonneratia* und den Wurzelknien von *Bruguiera* zurück, die ja nichts anderes als stark ausgedehnte Lentizellen sind und in dieser Form eine ausgesprochene Eigentümlichkeit jener Mangrovenbäume darstellen.

Es sind also bei *Camptostemon* nicht nur die Luftwege im Rindengewebe sehr unbedeutend entwickelt, sondern auch die Pneumathoden des Periderms verhältnismäßig wenig ausgedehnt, so daß auch der Gasaustausch zwischen Bodenwurzeln und Atmosphäre durch die Wurzelknorren nicht sehr lebhaft sein kann. Genauer wird sich aber erst auf Grund experimenteller Untersuchungen sagen lassen. Es sei nur nochmals betont, daß *C. Schultzii* (und dasselbe gilt sicher auch für *C. philippinensis*) eine echte Mangrovepflanze ist, die nur in Gesellschaft der übrigen Mangrovebäume, d. h. in Gebieten vorkommt, wo kein anderer Baum zu wachsen vermag.

Zusammenfassung.

1. Die Gattung *Camptostemon* (Bombacaceae) besteht aus zwei Arten, die von Nord-Australien über die Molukken bis nach Ost-Borneo und den Philippinen verbreitet sind und baumartige Gewächse darstellen.

2. *Camptostemon Schultzii* Mast. ist eine ausgesprochene Mangrovepflanze, die nur im Gezeitenbereich zusammen mit den anderen An-

gehörigen der Mangrovevegetation zu wachsen vermag. Dasselbe gilt zweifellos auch für *C. philippinensis* (Vid.) Becc., für das aber bis jetzt noch keine genaueren Beobachtungen vorliegen.

3. An den oberflächlich streichenden horizontalen Wurzelsträngen von *C. Schultzii* treten eigenartige Organe auf, die in Form verholzter, unregelmäßig gestalteter Knorren über den Boden aufragen. Sie entstehen an knieartigen Umbiegungsstellen der Wurzeln, die denen von *Bruguiera* vergleichbar, aber nicht so stark gekrümmt wie diese sind. Dieselben Organe darf man mit Sicherheit auch für das *C. Schultzii* in jeder Hinsicht sehr nahestehende *C. philippinensis* annehmen.

4. Die Knorren werden durch Verstärkung der sekundären Holzproduktion auf der Oberseite der Wurzelkniee gebildet. Ein so eindeutiger Zusammenhang zwischen der Verstärkung des sekundären Dickenwachstums in den Knieen und dem Hervortreten der Wurzeln über den Boden, wie bei *Bruguiera*, ist bei *Camptostemon* nicht zu erkennen. Vielmehr scheint die Knorrenbildung endogen bedingt zu sein und mit der Kniebildung nicht nur indirekt in Beziehung zu stehen.

5. Die an den Strangwurzeln vorhandenen primären Seitenwurzeln bleiben bei *Camptostemon* erhalten und werden nicht, wie bei *Bruguiera*, durch sekundäre ersetzt, die aus der Basis der Wurzelknorren hervorgehen. Die Wurzelknorren sind also nicht Trägerorgane für die Nährwurzeln des Baumes.

6. *Camptostemon Schultzii* besitzt ein außerordentlich substanzarmes Holz, das zum großen Teil aus den Librifasern entsprechenden parenchymatischen Zellen besteht und nur sehr spärlich Gefäße aufweist.

7. Die Wurzelrinde ist im Vergleich zu den Verhältnissen bei anderen Mangrovebäumen außerordentlich interzellularenarm. Ein Unterschied zwischen Luft- und Bodenrinde, wie an den Wurzeln anderer Mangroven, ist hier nicht vorhanden.

8. Stamm und Wurzeln von *Camptostemon Schultzii* sind von einem Periderm überkleidet, das dort, wo es bei gleichzeitig großem Feuchtigkeitsgehalt der Luft ausgesetzt ist (also an den Knorren und am Stamm bis zur Höhe des Flutspiegels), zahlreiche Lentizellen bildet. Jedoch kommt es nicht zu der gewaltigen Ausdehnung derselben, wie an den Luftwurzeln und Knorren von *Sonneratia* und *Bruguiera*, wo die Lentizellen zu „Schälstellen“ ausgedehnt sind.

9. Ob den Wurzelknorren von *Camptostemon* bei den geschilderten anatomischen Verhältnissen die Bedeutung von Atmungsorganen zukommt, kann nur durch das Experiment entschieden werden.

10. *Camptostemon* *Schultzii* gehört zu den nichtviviparen Vertretern der Mangrovevegetation. Der Embryo besitzt große Kotyledonen, die im Samen um das Hypocotyl geschlagen sind, weist sonst aber keinerlei Besonderheiten auf.

Literaturverzeichnis.

1. Bakhuizen van den Brink, R. C., *Revisio Bombacacearum*. Bull. Jard. Bot. Buitenzorg, Ser. III, 6, 161 (1924).
2. — *Contributions à l'Étude de la Flore des Indes Néerlandaises*. IV. *Bombacaceae in India Batava orientali crescentes*. Bull. Jard. Bot. Buitenzorg, Sér. III, 6, 240 (1924).
3. Beccari, O., *Malesia*, 3. Bd. Firenze-Roma 1886—1890.
4. Hooker, J. D., *Icones plantarum*, 3. Sér., 2. London 1876.
5. Liebau, O., Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Mangrove-Pflanzen, insbesondere ihres Wurzelsystems. *Cohns Beiträge zur Biologie d. Pflanzen* 12, 181 (1914).
6. Masters, M. T., *Monographic sketch of the Durioneae*. Journ. Linn. Soc., Bot., 14, 495 (1873).
7. Mueller, F. von, *Systematic census of Australian plants*. Part. I. *Vasculaires*. Melbourne 1882.
8. Schumann, K., *Bombacaceae*. Engler-Prantl, *Die natürl. Pflanzenfamilien*, III. Teil, Abt. 6, S. 53. Leipzig 1895.
9. Troll, W., Über die sogenannten Atemwurzeln der Mangroven. *Ber. D. Bot. Ges.* 48, 81 (1930).
10. — und Dragendorff, O., Über die Luftwurzeln von *Sonneratia* Linn. f. und ihre biologische Bedeutung. *Planta* 13, 321 (1931).
11. Vidal y Soler, S., *Phanerogamae Cumingianae Philippinarum*. Manila 1885.

Erklärung von Tafel XII.

Taf. XII A. *Camptostemon* *Schultzii*. Zahlreiche Wurzelknorren verschiedenen Alters und verschiedener Größe in der Umgebung eines Baumes, der selbst nicht auf dem Bilde zu sehen ist. Dazwischen und besonders im Hintergrund Luftwurzeln von *Sonneratia alba*. Auf dem Boden liegen zahlreich abgefallene Blätter von *Camptostemon*. Mangrove bei Negerilama, Ambon. Phot. W. Troll 1929.

Taf. XII B. *Camptostemon* *Schultzii*. Basis eines Stammes, in dessen Umgebung die Wurzeln durch Wellenschlag bloßgelegt sind. An ihnen vereinzelt große Knorren. Mangrove bei Lateri, Ambon. Phot. W. Troll 1929.

Verzeichnis der botanischen Veröffentlichungen von Prof. Dr. George Karsten.

- 1886: Über die Anlage seitlicher Organe bei den Pflanzen. Diss. 32 S.; Leipzig, Engelmann.
- 1887: Beiträge zur Kenntnis von *Fegatella conica*. Botan. Ztg. **45**, 649—655.
Die Beobachtungen an Küstenstationen. 5. Bericht Kommission z. wiss. Erforschg. d. deutsch. Meere. **12—16**, 135—157.
- 1888: Über die Entwicklung der Schwimmblätter bei einigen Wasserpflanzen. Botan. Ztg. **46**, 565—578; 581—589.
- 1890: Über die Mangrovevegetation im malayischen Archipel. Ber. D. Bot. Ges. **8** (49)—(56).
- 1891: Untersuchungen über die Familie der Chroolepideen. Ann. Jard. Bot. Buitenz. **10**, 1—66.
Delesseria (Caloglossa Harv.) amboinensis. (Eine neue Süßwasser-Floridee.) Botan. Ztg. **41**, 265—270.
Über die Mangrovevegetation im malayischen Archipel. Bibl. Bot. No. **22**, 71 S.
- 1892: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte einiger *Gnetum*-Arten. Botan. Ztg. **50**, Sp. 205—215, 221—231, 237—246. Auch als Habil.-Schrift.
- 1893: Über Beziehungen der Nucleolen zu den Centrosomen bei *Psilotum triquetrum*. Ber. D. Bot. Ges. **11**, 555—562.
Untersuchungen über die Gattung *Gnetum*. I. Beitrag zur systematischen Kenntnis der *Gnetum*-Arten im Sunda-Archipel. Ann. Jard. Buitenz. **11**, 195—218.
Zur Entwicklungsgeschichte der Gattung *Gnetum*. Beitr. z. Biol. d. Pfl. **6**, 377—382.
Die Beobachtungen an Küstenstationen. 6. Bericht Kommission z. wiss. Erforschg. d. deutsch. Meere. **17—20**, 207—226.
Dr. Heinrich Adolph Meyer. Ebd., 253—256.
- 1894: Die Elateren von *Polypodium imbricatum*, Flora, Erg.bd. **79**, 87—91.
- 1895: Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Epiphytenformen der Molukken. Ann. Jard. Buitenz. **12**, 117—195.
- 1896: Untersuchungen über Diatomeen I. Flora **82**, 286—296.
- 1897: Untersuchungen über Diatomeen II. Ebd. **83**, 33—53.
Untersuchungen über Diatomeen III. Ebd. **83**, 203—222.
Notizen über einige mexikanische Pflanzen. Ber. D. Bot. Ges. **15**, 10—16.
- 1898: Die Formveränderungen von *Sceletonema costatum* Grun. und ihre Abhängigkeit von äußeren Faktoren. Wissensch. Meeresunters. **3**, Heft 2, 5—14.
Rhodomonas baltica. N. g. et sp. Ebd. **3**, Heft 2, 15—16.
Neuere Untersuchungen über die Auxosporenbildung der Diatomeen. Ann. Jard. Bot. Buitenz. Suppl. **2**, 47—52.

- 362 Verzeichnis der botanischen Veröffentlichungen von Prof. Dr. George Karsten.
- 1899: Die Diatomeen der Kieler Bucht. *Wissensch. Meeresunters.* **4**, 17—205.
- 1900: Die Auxosporenbildung der Diatomeen. *Biolog. Centrbl.* **20**, 257—264.
Die Auxosporenbildung der Gattungen *Cocconeis*, *Surirella* und *Cymatopleura*.
Flora **87**, 253—283.
- 1901: Über farblose Diatomeen. *Flora* **89**, 404—433.
Robert Hegler. *Ber. D. Bot. Ges.* **19**, (36)—(38).
- 1902: Über die Entwicklung der weiblichen Blüten bei einigen Juglandaceen. *Flora* **90**, 316—333.
- 1903: Vegetationsbilder aus dem Malayischen Archipel. *Vegetationsbilder*, herausgeg. von Karsten u. Schenck, **1**, H. 2.
Mexikanischer Wald der Tropen und Subtropen. *Ebd.* **1**, H. 4.
Monokotylenbäume. *Ebd.* **1**, H. 6.
mit E. Stahl: Mexikanische Kakteen-, Agaven- und Bromeliaceen-Vegetation. *Ebd.* **1**, H. 8.
Zur Frage der Auxosporentypen. *Bot. Ztg.* **61**, 305—311.
- 1904: Die Mangrove-Vegetation. *Vegetatbild.* **2**, H. 2.
Die sogenannten „Mikrosporen“ der Planktondiatomeen und ihre weitere Entwicklung, beobachtet an *Corethron Valdiviae* n. sp. *Ber. D. Bot. Ges.* **22**, 544—554.
- 1905: Das Phytoplankton des Antarktischen Meeres nach dem Material der Deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1900. *Wissensch. Ergebn. der Valdivia-Expedition.* 2. Bd., T. II, 1—136. Jena.
- 1906: Über das Phytoplankton der deutschen Tiefsee-Expedition. *Arch. f. Hydrobiol.* **1**, 378—384.
Das Phytoplankton des Atlantischen Ozeans nach dem Material der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—99. *Wissensch. Ergebn. der Valdivia-Expedition*, 2. Bd., T. II, 139—219.
- 1907: Das Indische Phytoplankton. *Wiss. Ergebn. d. Valdivia-Exp.*, 2. Bd., T. II, 220—548.
- 1908: Die Entwicklung der Zygoten von *Spirogyra jugalis* Ktze. *Flora* **99**, 1—11.
Fritz Noll zum Gedächtnis. *Sitzber. d. Niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilk.* 1—6.
- 1911: Kalifornische Coniferen. *Vegetatbild.* **9**, H. 1—2.
- 1912: Über die Reduktionsteilung bei der Auxosporenbildung von *Surirella saxonica*. *Z. f. Bot.* **4**, 417—426.
Eduard Strasburger. *Ber. D. Bot. Ges.* **30** (61)—(86).
Conjugatae. *Handwörterbuch d. Naturw.* **2**, 725—729. Jena.
Diatomeen. *Ebd.* **2**, 960—970.
- 1913: Epiphyten. *Ebd.* **3**, 673—686.
- 1914: Gymnospermae. *Ebd.* **5**, 137—166.
- 1915: Über embryonales Wachstum und seine Tagesperiode. *Z. f. Bot.* **7**, 1—34.
- 1917: Über embryonales Wachstum und seine Tagesperiode. *Die Naturwissenschaften* **5**, 104—106.
Otto Müller. *Ber. D. Bot. Ges.* **35**, (83)—(92).
- 1918: Über Kompaßpflanzen. *Flora* **111**, 48—59.
Über die Tagesperiode der Kern- und Zellteilungen. *Z. f. Bot.* **10**, 1—20.
Über die Phylogenie der Angiospermen. *Z. f. Bot.* **10**, 369—388.

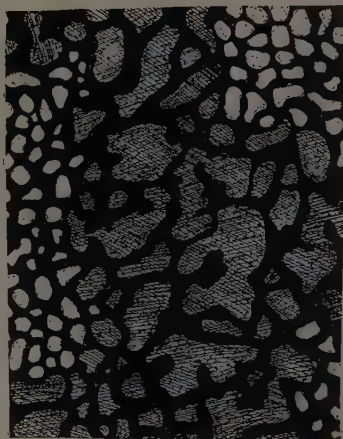
- 1919: Zur Frage der Eisheiligen. *Naturw. Wochenschr.* **17**, 469—471.
- 1921: Asiatische Epiphyten. *Vegetatbild.* **14**, H. 1.
Methoden und Ziele der Gewächshauskulturen. [In:] Abderhalden, Hdb. biol. Arbeitsmeth. **11**, T. 2, 351—362.
Das Phytoplankton und Kulturversuche an einigen seiner Vertreter. *Ebd.* **11**, T. 2, 363—376.
- 1922: Methoden der Pflanzengeographie. *Ebd.* **11**, T. 1, 309—324.
Methoden der experimentellen Morphologie. *Ebd.* **11**, T. 1, 325—386.
- 1924: Über Diatomeen, ihre Fortpflanzung und verwandtschaftlichen Beziehungen. *Rev. d. ges. Hydrobiol.* **12**, 116—120.
Das Licht im tropischen Regenwalde. *Vegetatbild.* **16**, H. 3.
- 1925: Zur Entwicklungsgeschichte der Diatomeen. *Rev. d. ges. Hydrobiol.* **13**, 326—333.
Über mantelförmige Organe bei Epiphyten und Wurzelkletterern. *Flora*, **118—119**, 300—311.
- 1926: Die Tabellarien und ihre Auxosporenbildung. *Leopoldina*, Berichte d. Kais. Deutsch. Akad. d. Naturf. zu Halle **1**, 65—68.
- 1928: Bacillariophyta (Diatomeen). [In:] Engler-Prantl, *Natürl. Pflanzenfam.*, II. Aufl., **2**, 105—303.
- 1930: Über die Pflanzengattung Goethea. [In:] Goethe als Seher u. Erforscher der Natur, herausgeg. v. der Kaiserlich Leopoldinischen Deutschen Akademie der Naturforscher zu Halle, 117—122.
Neue Untersuchungsergebnisse bei Diatomeen. *Z. f. Bot.* **23**, 1—12.
- 1931: Bacillariophyta (Diatomeae). *Handwörterbuch d. Naturw.* II. Aufl., **1**, 660—668.
- 1932: Gymnospermen. *Ebd.* **2**, 33—60.
- 1933: Conjugatae. *Ebd.* **2**, 789—791.
Epiphyten. *Ebd.* **3**, 711—726.
Karl Goebel. *Ber. D. Bot. Ges.* **50**, (131)—(162).

Lehrbücher.

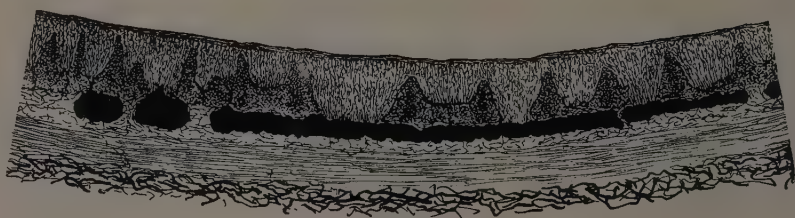
- Lehrbuch der Pharmakognosie. 1. Aufl., 1903, Jena.
2. Aufl., gemeinsam m. F. Oltmanns, 1909.
3. Aufl., gemeinsam m. W. Benecke, 1920.
4. Aufl., gemeinsam m. W. Benecke, 1927.
- Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Begründet von Strasburger, Noll, Schenck u. Schimper. Phanerogamen bearbeitet von G. Karsten von 6. Aufl. 1904 bis 18. Aufl. 1931. Jena.
- Lehrbuch der Biologie, gemeinsam mit Nußbaum und Weber. 1. Aufl. 1908.
2. Aufl. 1911. Leipzig.



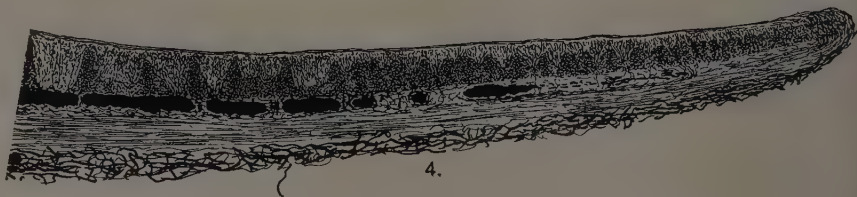
1.



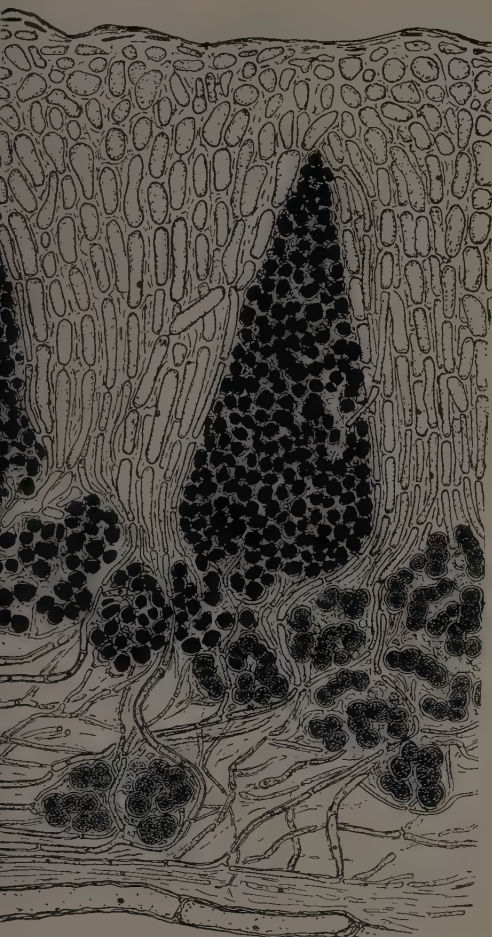
2.



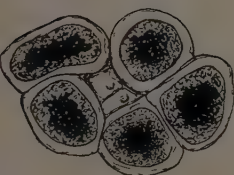
3.



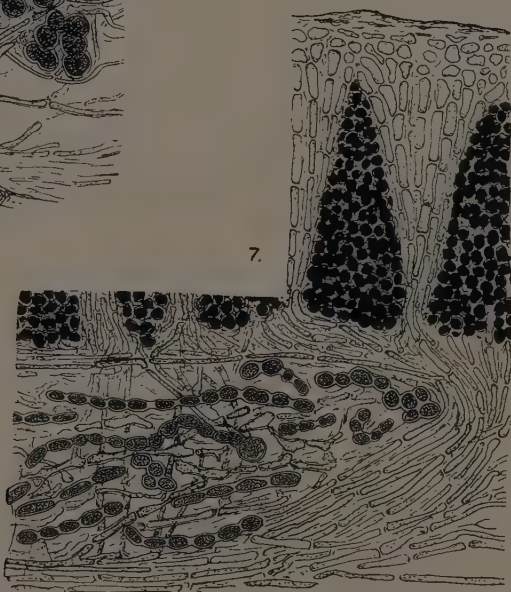
4.



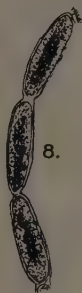
5.



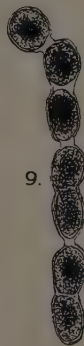
6.



7.



8.



9.



10.





Abb. 1

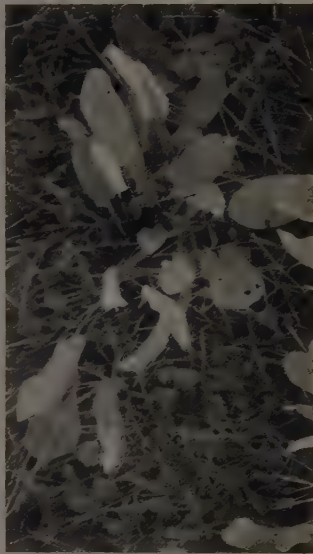


Abb. 3



Abb. 2



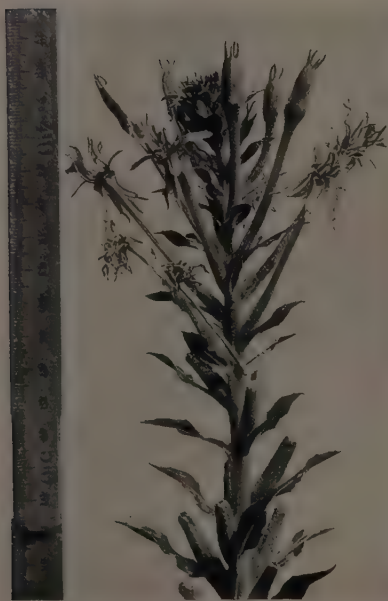
Abb. 4



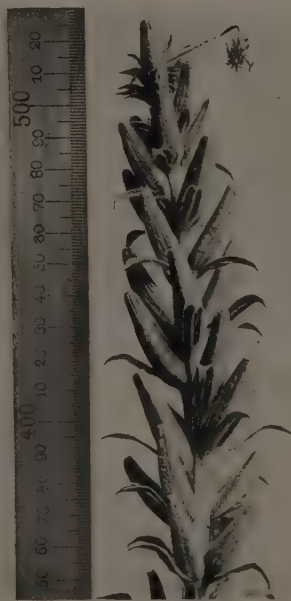
1



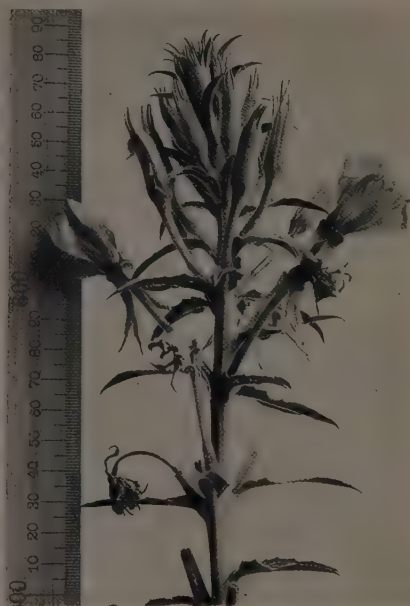
2



3



4



5



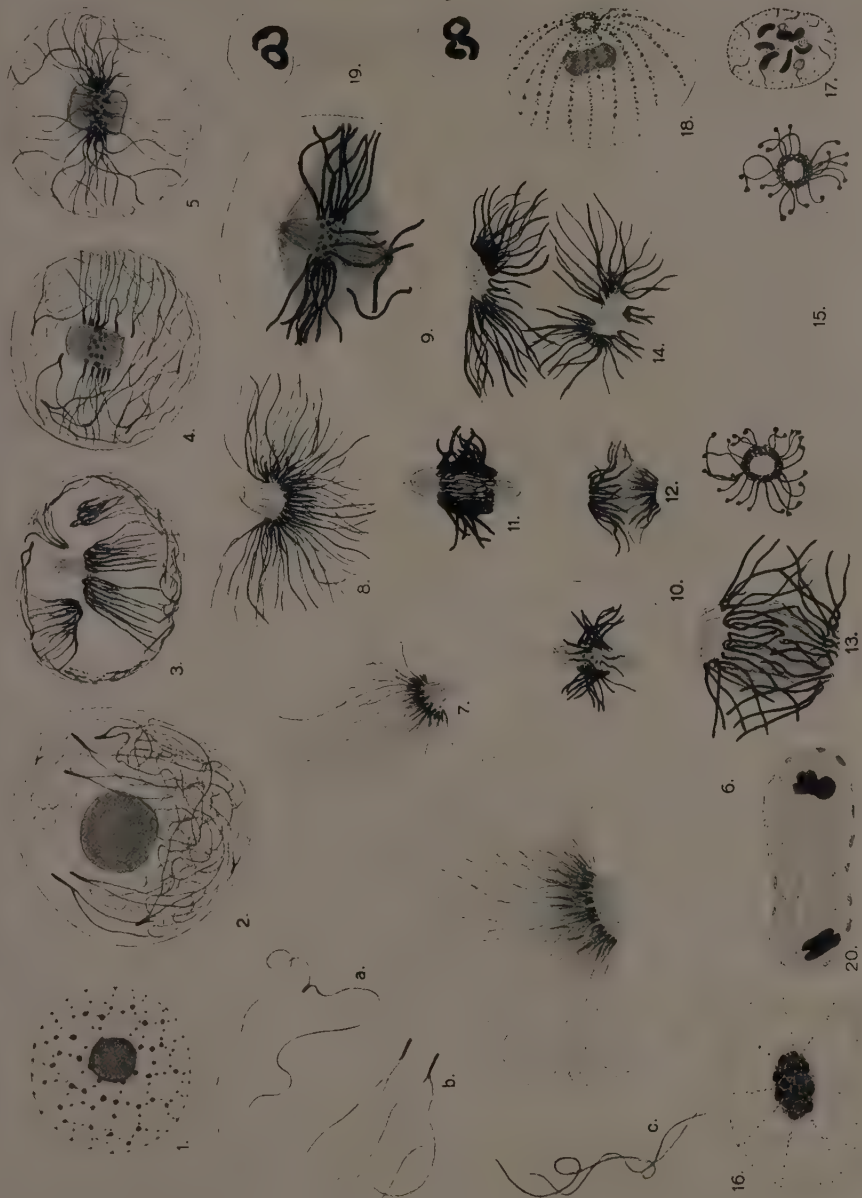
6

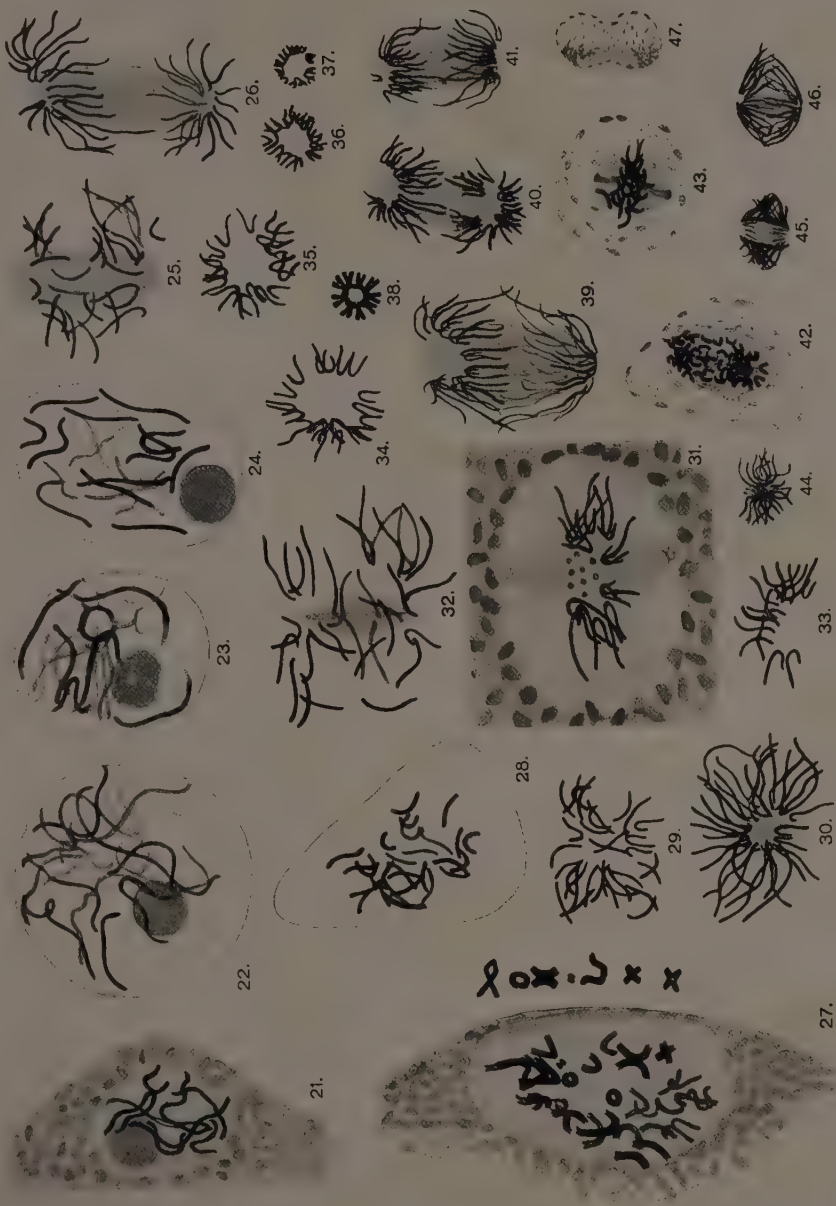


7



8





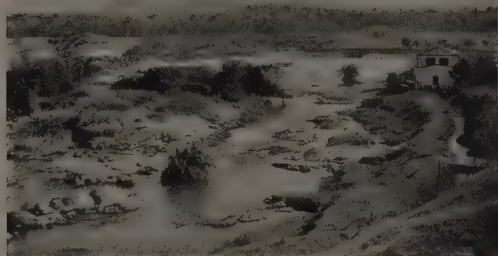


Fig. 1

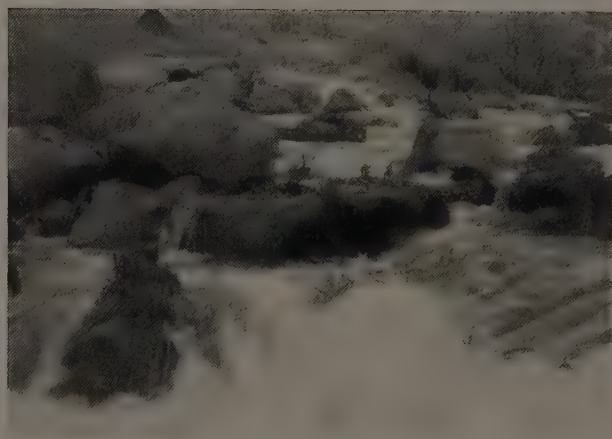


Fig. 2

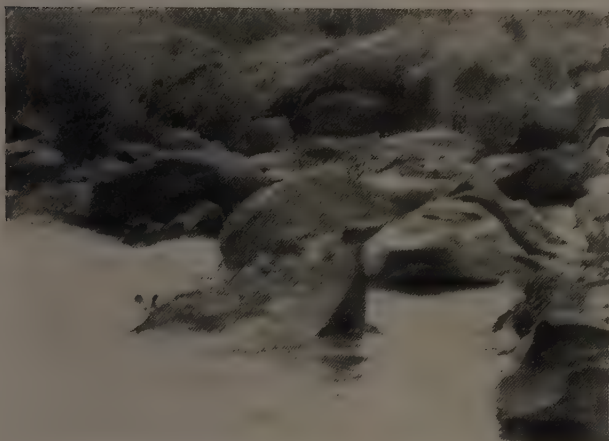


Fig. 3

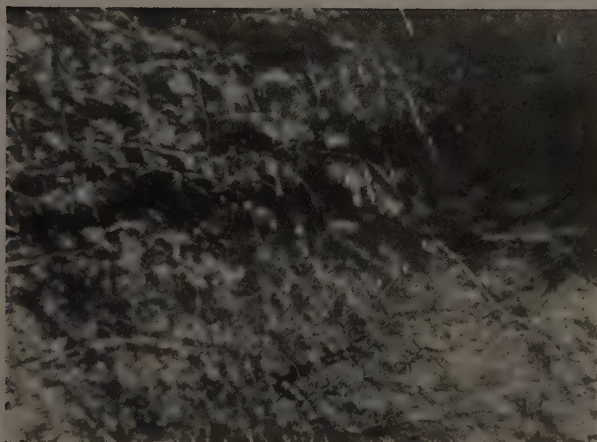
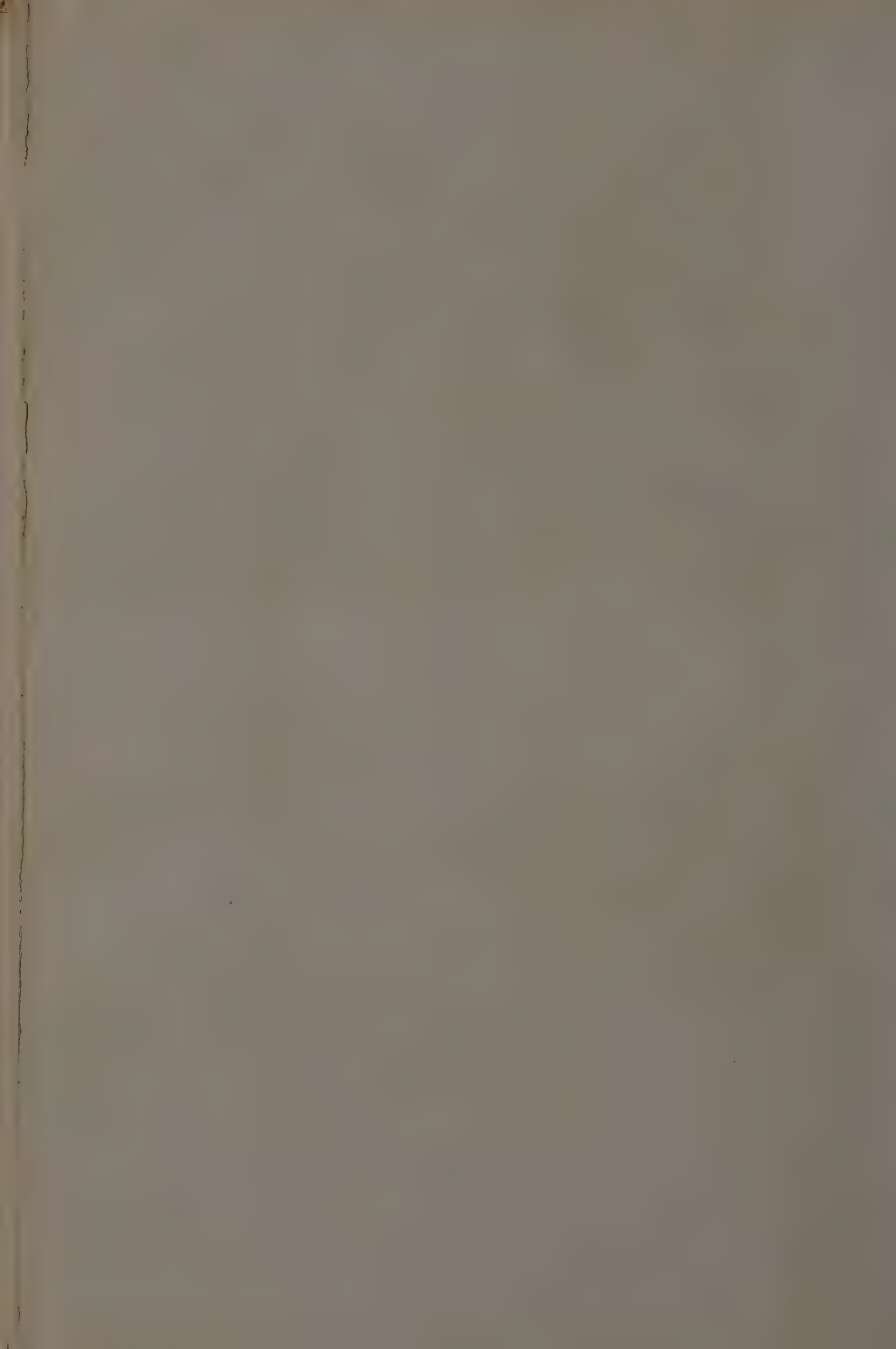
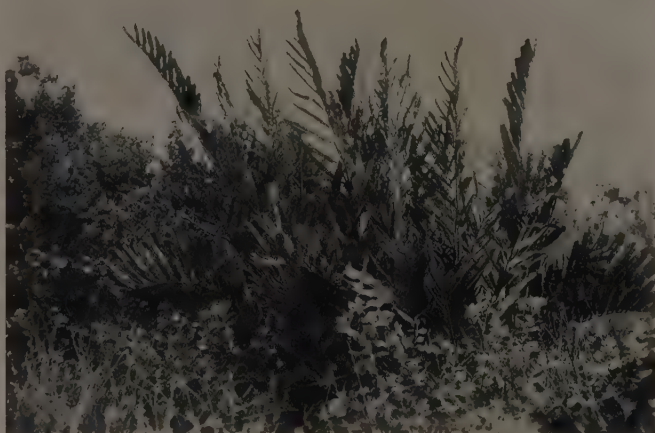
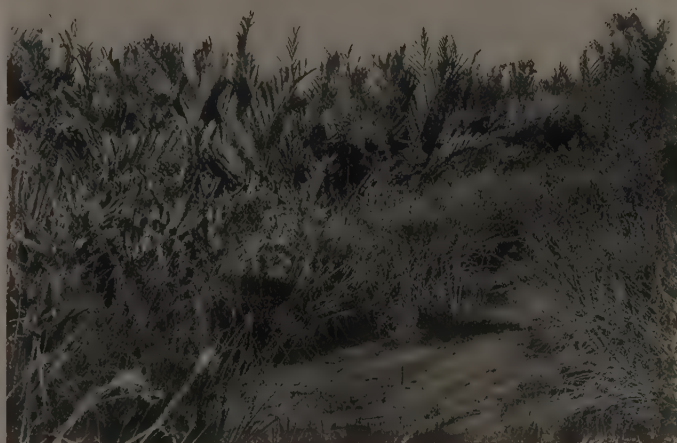


Fig. 4





A.



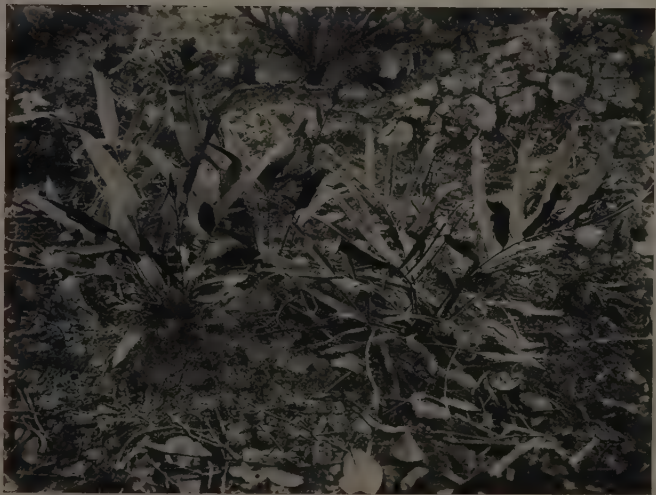
B.



A.



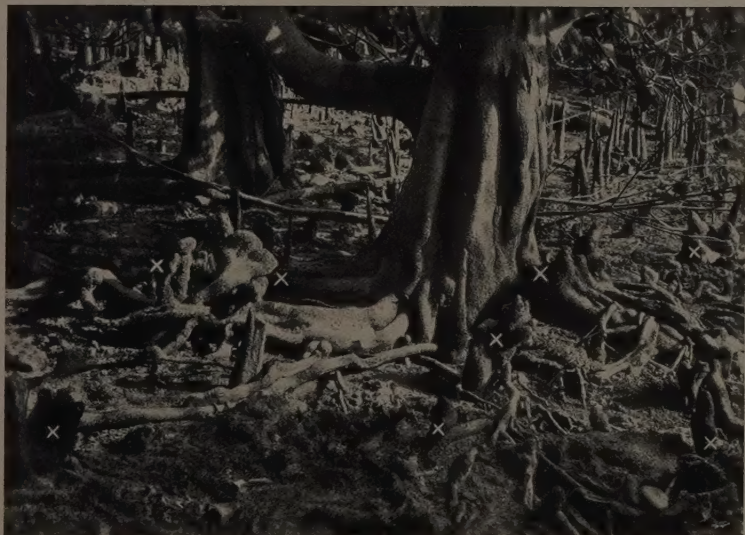
B.



B.



A.



B.

Allgemeine Biologie

Eine Einführung in die Lehre vom Leben

Von

Dr. Max Hartmann

Mitglied des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie in Dahlem
Honorarprofessor an der Universität Berlin

Zweite, vollständig neubearbeitete Auflage

Mit 660 zum Teil farbigen Abbildungen im Text und 1 Tafel

XII, 792 S. gr. 8° 1933 Rmk 38.—, geb. 40.—

Inhalt: Einleitung: a) Die Stellung der Biologie im System der Naturwissenschaften. b) Methodologie der biologischen Wissenschaften. c) Begriff und Umfang der allgemeinen Biologie. / I. Die Zelle, das Grundelement des Lebens. 1. Einleitung. Zelle und Energie. 2. Die chemischen Eigenschaften der Zelle. 3. Die physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas. 4. Morphologie der Zelle. / II. Statik, / III. Dynamik. 1. Kontraktionsbewegungen. 2. Indirekte Bewegungen. 3. Bewegungsvorgänge vielzelliger Tiere. / IV. Stoffwechsel. 1. Stoffaufnahme. 2. Baustoffwechsel. 3. Betriebsstoffwechsel. 4. Komplexe Stoffwechselvorgänge vielzelliger Organismen. / V. Formwechsel. 1. Fortpflanzung. 2. Befruchtung und Sexualität. 3. Vererbung: Variabilität, Mutationen, Bastardierung, nichtmendelnde Vererbung. 4. Entwicklungsphysiologie. 5. Artbildung und Evolution. / VI. Reizerscheinungen. 1. Reizerscheinungen der Pflanzen und Protisten: Tropismen, Nastien, Taxien. 2. Reizerscheinungen der Tiere: Rezeptoren, Nervensystem, Reflexe. / **Schlußbetrachtungen:** 1. Leib—Seele-Frage. 2. Erkenntnistheoretische Grundlagen der Biologie. 3. Zweckmäßigkeit. 4. Mechanismus — Vitalismus. / Literaturverzeichnis. / Register.

Dieses Buch ist aus Vorlesungen hervorgegangen, die der Verfasser mehrere Jahre an der Berliner Universität gehalten hat. Es soll der Einführung in die allgemeinen Probleme und Ergebnisse der Lehre vom Leben dienen. Biologie wird hierbei ganz allgemein als die Lehre vom Leben im allerweitesten Sinne aufgefaßt, genauer als „die Lehre von den lebenden Körpern und den Vorgängen, die sich an ihnen abspielen“.

Im Gegensatz zu früheren Darstellungen der allgemeinen Biologie werden in diesem Werk morphologische und physiologische, botanische und zoologische Ergebnisse gleichmäßig berücksichtigt. Aus didaktischen Gründen ist bei strittigen Fragen die Ansicht, die dem Verfasser die richtige zu sein schien, in den Vordergrund gestellt.

Biologie, biologische Ergebnisse und Begriffe spielen im heutigen Geistesleben eine außerordentliche Rolle. Geisteswissenschaften, wie Geschichtswissenschaft, Soziologie und Nationalökonomie, Psychologie, ja auch die Philosophie, die früher ihre Orientierung lediglich in physikalischen Wissenschaften gesucht und gefunden hatte, stehen heute unter dem Banne biologischer Gedankengänge. Diese Vielseitigkeit der biologischen Probleme veranlaßt den Verfasser, am Schluß des Buches einige Kapitel erkenntnistheoretischen Erörterungen zu widmen. Andererseits sollen durch sie Biologen und Studierende der Biologie sich bewußt werden, daß die Gewinnung wissenschaftlich-biologischer Erfahrungen und Erkenntnisse logische Gesetzmäßigkeiten zur Voraussetzung hat, daß zur Erforschung der Natur nicht nur Beobachtung, sondern auch Denken gehört.

Der 1927 erschienenen ersten Auflage folgt jetzt die zweite. Der Anlage des Buches nach ist sie unverändert geblieben; neu hinzugekommen ist nur ein Kapitel über „multiple Allele“ und über „Gestaltswahrnehmungen“. Doch ist kaum ein Abschnitt der Neuauflage ohne größere oder kleinere Veränderungen geblieben, die durch die inzwischen erfolgten Fortschritte der biologischen Wissenschaften erforderlich waren. Am meisten Veränderungen und Erweiterungen haben die Kapitel: Amöben und Muskelbewegung, Atmung, Vererbung, Entwicklungsphysiologie und Tropismen erfahren. Völlig neu geschrieben wurde das Kapitel über Sexualität; die früher an verschiedenen Stellen befindlichen Ergebnisse der Sexualitätsforschung wurden dabei zu einer einheitlichen Darstellung zusammengefaßt. Die Zahl der Abbildungen ist um nahezu 100 vermehrt worden.

FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON
DR. O. RENNER
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 28. BAND
DER GANZEN REIHE 128. BAND

KARSTEN'S FESTSCHRIFT

MIT 95 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 12 TAFELN



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1933